ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY



December 2006

Volume 24, N° 1-4



International Society for the Study and Conservation of Amphibians

(International Society of Batrachology)

SEAT

Reptiles et Amphibiens, Département de Systématique et Evolution, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 30, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France. – Tel.: (33).(0)1.40.79.34.87. – Fax: (33).(0)1.40.79.34.88. – E-mail: ohler@mnhn.fr.

BOARD

TARIFF FOR 2007

INDIVIDUALS

Regular 2007 subscription to *Alytes* (volume **25**) + ISSCA + *Circalytes*	50 € or $
Student 2007 subscription to *Alytes* (volume **25**) + ISSCA + *Circalytes*	25 € or $
SPECIAL OFFER: gift half-price subscription of one year for a colleague of your choice:	**Half of price above**
Regular 2007 subscription to *Alytes* (volume **25**) alone	46 € or $
Student 2007 subscription to *Alytes* (volume **25**) alone	23 € or $
Back issues of *Alytes*: any single issue	15 € or $
Back issues of *Alytes*: any double issue	25 € or $
Back issues of *Alytes*: any complete volume (4 issues)	40 € or $
Back issues of *Alytes*: complete set of volumes **1** to **24** (1982-2006)	720 € or $
Regular five-year (2007-2011, volumes **25** to **29**) individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*	225 € or $
Regular five-year (2007-2011, volumes **25** to **29**) individual subscription to *Alytes*	200 € or $
SPECIAL OFFER: five-year (2007-2011, volumes **25** to **29**) individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*, with complete set of back issues of *Alytes* (1982-2006, volumes **1** to **24**)	800 € or $
Life individual subscription to *Alytes* from 2007 on	1080 € or $
Life individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 2007 on	1200 € or $
Patron individual subscription to *Alytes* from 2007 on	2160 € or $ **or more**
Patron individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 2007 on	2400 € or $ **or more**

Important notice: from 1996 on, any new life or patron individual subscriber to *Alytes* is offered a free complete collection of back issues of *Alytes* from the first issue (February 1982) until the start of her/his subscription.

INSTITUTIONS

2006 subscription to *Alytes* (volume **25**) + ISSCA + *Circalytes*	100 € or $
2006 subscription to *Alytes* (volume **25**) alone	92 € or $
Back issues of *Alytes*: any single issue	30 € or $
Back issues of *Alytes*: any double issue	50 € or $
Back issues of *Alytes*: any complete volume (4 issues)	80 € or $
Back issues of *Alytes*: complete set of volumes **1** to **24**	1440 € or $
SPECIAL OFFER: five-year (2007-2011, volumes **25** to **29**) subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*, with complete set of back issues of *Alytes* (1982-2006, volumes **1** to **24**)	1600 € or $

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

MODES OF PAYMENT

– In Euros, by cheques **drawn on a French bank** payable to "ISSCA", sent to our secretariat (address above).
– In Euros, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris. **If you use this mode of payment, add 2.50 € to your payment for postal charges at our end.**
– In US Dollars, by credit card or by cheque sent to: Bibliomania!, P.O. Box 58355, Salt Lake City, UT 84158, USA: phone/fax: +1-801-562-2660; e-mail: Breck@<Herplist.com.

Source : MNHN, Paris



INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

December 2006 **Volume 24, N° 1-4**

Alytes, 2006, **24** (1-4): 1-5. *Editorial*



Alytes as a forum

Alain DUBOIS

Vertébrés: Reptiles et Amphibiens, USM 0602 Taxonomie & Collections,
Département Systématique & Evolution, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
<adubois@mnhn.fr>

La culture ce n'est pas avoir le cerveau farci de dates, de noms ou de chiffres, c'est la qualité du jugement, l'exigence logique, l'appétit de la preuve, la notion de la complexité des choses et de l'arduité des problèmes. C'est l'habitude du doute, le discernement dans la méfiance, la modestie d'opinion, la patience d'ignorer, la certitude qu'on n'a jamais tout le vrai en partage; c'est avoir l'esprit ferme sans l'avoir rigide, c'est être armé contre le flou et aussi contre la fausse précision, c'est refuser tous les fanatismes et jusqu'à ceux qui s'autorisent de la raison; c'est suspecter les dogmatismes officiels mais sans profit pour les charlatans, c'est révérer le génie mais sans en faire une idole, c'est toujours préférer ce qui est à ce qu'on préférerait qui fût.

Jean ROSTAND, 1963: 47



Scientific publications have gone through a major revolution in the last decades. This revolution consists in a double, contradictory movement: on one side much more freedom for the expression of different ideas, opinions, theories and hypotheses; on the other much less freedom, and the progressive imposition on scientists of a "consensual", "majority", "official" or even "compulsory" discourse.

The first side comes from the development of easy, cheap, accessible to all, international means of communication and "publication" by electronic means, through "sites" on the world wide web. Virtually anybody, in any place of the planet, can create his/her own website, and "publish" his/her own writings, ideas, proposals and projects, so that this system may appear very "democratic" and fair. "Publishing" (i.e., "making public") on the web avoids to have to go through a process of review by referees, and facing the genuine problems associated with this practice (which include censorship of opinions adverse to those of the reviewers, as well as piracy of results and ideas[1]). However, only a few websites (those that appear on top of the address lists provided by most search engines) really have a wide distribution and are largely

1. Contrary to what some seem to believe, this is not an exceptional fact. For example, the next issue of *Alytes* will contain a paper which, submitted elsewhere, had been refused, but was used by a referee to modify (on proofs) a paper that was in press. Hundreds of similar examples could be mentioned, but one of the untold (and rarely transgressed) rules of the current system is to remain silent on such facts.

consulted. Furthermore, most of the websites or pages have only a short life, and are not stored for permanent conservation, so that considering and quoting them as scientific publications is highly questionable, as a reference must be liable to be found and consulted even after decades (DUBOIS, 2003). Despite projects for a long-term conservation of the contents of web pages as they were at a given date and under a given address (DELLAVALLE et al., 2003), this is still far from being a common practice, and, for the purpose of scientific knowledge, information and references, most web pages must indeed be considered as "unpublished".

Beside this (apparent) freedom of "publication" of scientific results, theories and hypotheses on the web, a very different situation exists in the world of scientific journals. A distinction has always existed between "major" and "well-known" journals, and "local" or "secondary" ones. But the importance of this distinction has become much stronger in the last decade, especially in Europe, because of the growing weight of so-called "impact factors" (IF) for the "evaluation" of the "quality" of the research produced by individual scientists and research teams. The time is far when the quality of a scientific paper was appreciated by the peers on the basis of its contents, irrespective of the journal where it was published. Nowadays, when you meet colleagues and ask them about their recent scientific publications, a growing proportion of them will mention the titles of the journals where they were published and sometimes their IF, i.e., their "notes" in the "hierarchy" of journals, but not necessarily what they deal with. This system of "notes" may have been influenced by the ideologies of sports and "show business" (with competition, ranking, prices, awards, records, champions, etc), which have had a growing (and highly questionable) impact on the whole of our societies in the recent decades. To have a "visibility" in the international community, as well as for the carriers of professional scientists, the funding of research teams, and ultimately the mere possibility to carry out any given research project, publication in these "highly-ranked" journals has become almost compulsory.

However, publication in such journals requires following very precise (although untold) rules, e.g., dealing with some topics only, following certain ideas currently considered "fashionable" or simply "acceptable", using a special vocabulary and a certain style, especially writing in a short and very condensed way (at the expense of quality and precision of ideas, e.g., banning any expression of doubt and writing only peremptory statements). Some authors, especially from some countries, considered "prominent specialists" in their field, or supported by a lobby, have no difficulty in publishing in these journals, including "worthless or even simply stupid papers" (HOŁYŃSKI, 2003), whereas others, especially when they happen not to agree with the former ones on some of the "consensual" ideas of the time, are systematically "silenced" in such journals, mostly because their papers are generally submitted to review by members of the first category. HOŁYŃSKI (2003) provided interesting comments on this question:

"Usual (or at least very frequent) [is the] tendency of editors to automatically assume that in case of disagreement between the author and referee it is always the latter who is right and the former must exactly follow the (...) 'mandatory recommendations'. It is difficult to find out what such assumption could be based on. For many years I (for instance), according to my personal (arguably not identical to those of anybody else – including the reviewer) interests and abilities, do the research on particular type of problems: make thousands of observations, read hundreds of papers, think over innumerable theoretical or methodological questions, discuss doubtful points with colleagues; as some more narrowly delimited topic emerges from the background of so gathered general experience, I spend further months or years on its elaboration, and then at least weeks on formulation of text, ensuring its factual, interpretational and formal accuracy, implementing and cross-checking innumerable corrections, 'polishing' the style, etc., until it precisely reflects my interpretation of the results. Then my paper is sent to somebody who – having in most cases faced the subject for the first time in his/her life – will read the manuscript through on a bus, give the matter his/her careful consideration standing under the shower next morning, and... I receive the review from the editor together with the kind information that 'unfortunately the paper has been rejected because of negative opinion of the reviewer' or (in the 'better' case) 'please correct the paper according to the reviewer's suggestions and send it back within two weeks' – the question of whether I agree with the 'suggestions' or not is apparently not interesting to anybody... Somewhat later I am asked to review someone's – perhaps just my earlier referee's – paper and now... *my* opinions are decisive! I do not believe this system to make very much sense! (...) even the most honest and careful referee is not likely to be more conversant *with the particular problems* than the author of the reviewed paper, so there is no reason to assume a priori that his/her critical remarks are valid. And indeed,

innumerable examples provided by the history of science show, how frequently even the most respectable authorities are wrong as 'referees', and how destructive can such unjust opinion be (...)".

From a simple scientific point of view, the function of having manuscripts refereed before publication may be very useful to limit *factual* mistakes in some papers: wrong calculations, objective methodological mistakes, unwarranted conclusions drawn from the data presented, etc. Such *objective* criticisms by referees, as defined by BOUR & DUBOIS (1994), can avoid many problems, and even *subjective* criticisms often allow to improve papers: but the difference between both kinds of comments is that the latter should only be considered *suggestions*, not requirements that the author is obliged to follow for acceptance of the paper. Let us come back to HOLYŃSKI's (2003) words: "I have no objection against – indeed, I like very much – discussions on 'my' topics (...) with anybody interested, but *only* on the condition that: (1) the *last word is mine* (*I* will sign the paper with *my* name, so it must reflect *my* views); (2) the discussion-partner *does not feel offended* if I do not agree with – and consequently do not accept – his/her views; and (3) the exchange of opinions *does not* significantly *delay* the publication: these points are, in my opinion, much more important than possible discovery by the reviewer of some minor mistakes or inaccuracies". Although peer-review is often presented as essential to assure high standard of publications, it is in fact in this rôle only partially efficient, being also powerful as suppressor of valuable but unorthodox and/or "unfashionable" works. Its major function seems to be to eliminate many manuscripts submitted to some journals which, being considered more important than others because of the IF dictatorship, are much more solicited and cannot publish a large proportion of the papers they receive. Another function is clearly to avoid dissident opinions from those of the "leading specialists" in a scientific field.

Recently, in a poorly refereed paper (as it contains several gross factual mistakes)[2], HILLIS (2006) made a plea for "Google taxonomy": he suggested that taxonomists should keep their classifications and nomenclatures unchanged in order to follow the "taxonomic" information provided in major sites on the web: if such a suggestion was to be followed in all domains of science, then we should better stop all scientific research worldwide, as science always produces new results which challenge the ideas of the past. Google and other similar sites should be at the service of customers to find information, including information on the progress of science and changes in the ideas of the past. Otherwise, they will act as a brake against scientific progress.

At every epoch, "leading specialists" have had very strong opinions and they have been angry at those who did not share them. Fortunately, they did not always succeed in "silencing" them. The literature on the systematics and evolution of amphibians is rich in examples of such situations. Let us reconsider a few of them. The North American leopard frogs were long referred to a single species, *Rana pipiens*, which was considered to be very variable according to the regions. This variation was seen as entirely adaptive to climatic conditions, and this example was long given as a good empirical support for the prevalence of gradualistic evolution in zoology. This "model of Moore" was challenged by the discovery that different call types corresponded to different morphotypes, then later to different protein electromorphs, and finally to different species, but it took some time to publish these findings, as they were against the "dogma" that could be found in any textbook on evolution (DUBOIS, 1977). Similarly, all European green frogs were long considered to belong in a single species, *Rana esculenta*, or two species, adding *Rana ridibunda*, but other phenotypes (including that now known as *Rana lessonae*) were considered to be mere variations, or at best subspecies, of the former. When Leszek Berger obtained very strange results in some crosses involving these frogs, he could not explain them but he wanted at least to

2. As this paper was a reply to a paper of mine (DUBOIS, 2006) but contained many confusions and misleading statements, I immediately submitted a rebuttal to the journal, where it was rejected, not because it contained factual mistakes, but for the following reason: "The manuscript is mostly about nomenclature, and as such I feel it is not entirely appropriate for the journal *Molecular Phylogenetics & Evolution*. (...) While I agree that differences and misunderstandings surrounding 'The Code' and 'Phylocode' can cause confusion and misunderstanding in classification and taxonomy, I also feel that debates regarding these differences are better suited to nomenclature journals." (18 September 2006). Nobody knows what are these so-called "nomenclature journals", but anyway my reply had to be resubmitted elsewhere (DUBOIS submitted), and readers of *MPE* will continue to have misleading information about some basic Rules and concepts of zoological nomenclature.

publish his careful observations. He had to wait for several years to publish them, because all editors, professors and specialists would tell him: your results cannot be right, just look at any textbook of genetics. It later turned out that Leszek's observations were correct and the textbooks wrong, because at that time no one knew hybridogenesis and kleptons (DUBOIS, 1977; DUBOIS & GÜNTHER, 1982; GRAF & POLLS PELAZ, 1989). At the times of these two stories, the system of referees was not prevalent, and most of the decisions regarding acceptance or refusal of papers were in the hands of the chief editors of the journals, but it is likely that the referee system would have produced similar results: except in some noteworthy cases, the referees express the "consensual opinion" of the scientific community in which they work, and they are shocked or afraid by papers that do not follow the general trend. This is the very essence of the system, and it is uncertain whether the works of Galileus, Wegener or Hennig would have been published if they had been submitted to "peer-review", especially by "prominent specialists" of their disciplines.

A scientist may be very good, careful, brilliant, he may be right in many cases, but he may also happen to be wrong, as no one is infallible: this is why the "argument of authority" ("it must be so, because the great specialist Mr So-and-So thought it is so") is not a scientific argument (just like the "proof by Google"). Let us consider just George Albert Boulenger, certainly one of the best amphibian taxonomists ever (considering the concepts and techniques available at his time). A large majority of the species and other taxa he described as new are still considered valid today, and many of his opinions in controversial cases were later supported. Many, but not all. He thus debated with Nelson Annandale (ANNANDALE, 1917; BOULENGER & ANNANDALE, 1918; BOULENGER, 1920) on the status of the Indian frog then known as *Rana crassa* (now *Hoplobatrachus crassus*), which Boulenger considered a "variety" of *Rana tigrina* (now *Hoplobatrachus tigerinus*), whereas Annandale, who had observed both forms in life, considered them as distinct species. The debate between the two men ended with a peremptory statement of Boulenger that he was certainly right, as this case was similar to that of *Rana esculenta* and *Rana lessonae*, which he regarded as mere "varieties" of a single species: it turned out that in both cases Boulenger was wrong, and that Annandale's opinion on the specific status of the two Indian forms was correct (DUBOIS, 1974; KOSUCH et al., 2001; GROSJEAN et al., 2004). Another case where Boulenger turned out to be wrong, also in this case because he was above all a laboratory man, is his refusal to recognize the tree-frog of southern France as a distinct species from that of northern Europe, although Louis-François Héron-Royer, an excellent field batrachologist, had described it as *Hyla barytonus*, using for the first time the criterion of male calls to distinguish two morphologically very similar frog species (HÉRON-ROYER, 1884; Boulenger, 1898): today, since the work of PAILLETTE (1967) on mating calls, the species status of the southern form (now known as *Hyla meridionalis*) is accepted by all.

Innumerable examples of this kind could be given, coming from all branches of science. In many cases, after some time, mistakes have been corrected, and which was once a minority opinion is now firmly established. In some cases, because some voices were silenced, some results ignored or censored, this "normal process" of correction of mistakes has not yet occurred – perhaps it will never occur. The consequences are not always dramatic for science and for mankind, of course. Cases like the Lysenko-Michurin years under Stalin, or so-called scientific support from some biologists for the racist nazi theories, are fortunately rare in history. But they may always come back. At any rate, science has never anything to gain to censorship, to silencing the opinions of those who do not think like the majority, or more exactly like those who control the sources of power in the scientific community (who are not always the majority). The arrogant attitude of some referees and editors of scientific journals nowadays is not acceptable, and should not be accepted by the scientific community. We do not need ayatollahs who "possess the truth" in science, they are numerous enough in the rest of our society.

The repeated efforts of the journal *Alytes* to be indexed in the *Current Contents* and the ISI database (which provides the impact factors) having failed until now, and the journal having no sponsor or institutional support of any kind, its long-term survival is highly uncertain. The journal is published by a non-profit society, and it lives only on the support of its subscribers, readers and authors, including through page charges and occasional gifts (which are always welcome). Anyway, as long as the journal will exist, the hope of its founder is that it will remain, as it has been from the start, open to different opinions, different approaches, different kinds of works and ideas. To make this even clearer, in this issue we start a new section of the journal, entitled *Forum*. All interested colleagues are welcome to send us papers raising unusual questions, proposing unorthodox approaches or opinions, or presenting strange, unex-

plained findings or results dealing with amphibians, amphibian biology or more general questions if these apply to amphibians (as is the case in this issue). Readers are welcome to reply, as long as they remain within the limits of an intellectually honest debate among colleagues, with mutual respect between contradictors. No censorship will be exerted on papers submitted to this section of the journal, although factual mistakes or clear methodological flaws, if detected, will of course not be published.

LITERATURE CITED

ANNANDALE, N., 1917. – Zoological results of a tour in the Far East. Batrachia. *Mem. asiat. Soc. Bengal*, **6**: 119-156, pl. 5-6.

BOULENGER, G. A., 1898. – *The tailless batrachians of Europe*. Part **2**. London, Ray Society: 211-376, 4 pl. + pl. 11-24.

----- 1920. – A monograph of the South Asian, Papuan, Melanesian, and Australian frogs of the genus *Rana*. *Records of the Indian Museum*, **20**: 1-226.

BOULENGER, G. A. & ANNANDALE, N., 1918. – Further observations on *Rana tigrina*. *Records of the Indian Museum*, **15**: 51-67.

BOUR, R. & DUBOIS, A., 1994. – *Dumerilia*: présentation d'un nouveau journal herpétologique. *Dumerilia*, **1**: 1-4.

DELLAVALLE, R. P., HESTER, E. J., HEILIG, L. F., DRAKE, A. L., KUNTZMAN, J. W., GRABER, M. & SCHILLING, L. M., 2003. – Going, going, done: lost internet references. *Science*, **302**: 787-788.

DUBOIS, A., 1974. – Liste commentée d'Amphibiens récoltés au Népal. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (3), **213** (Zool.143): 341-411.

----- 1977. – Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. *In*: C. BOCQUET, J. GÉNERMONT, & M. LAMOTTE (ed.), *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, **2**, *Mém. Soc. zool. Fr.*, **39**: 161-284.

----- 2003. – Editorial. Should internet sites be mentioned in the bibliographies of scientific publications? *Alytes*, **21** (1-2): 1-2.

----- 2006. – Naming taxa from cladograms: a cautionary tale. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, **42**: 317-330.

----- submitted. – Naming taxa from cladograms: some confusions, misleading statements, and necessary clarifications.

DUBOIS, A. & GÜNTHER, R., 1982. – Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jb. Syst.*, **109**: 290-305.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (ed.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

GROSJEAN, S., VENCES, M. & DUBOIS, A., 2004. – Evolutionary significance of oral morphology in the carnivorous tadpoles of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus* (Ranidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **81**: 171-181.

HÉRON-ROYER, [L.-F.], 1884. – Note sur une forme de rainette nouvelle pour la faune française (*Hyla barytonus*). *Bull. Soc. zool. France*, **9**: 220-237, pl. 9.

HILLIS, D. M., 2006. – Constraints in naming parts of the tree of life. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, **42**: 331-338.

HOŁYŃSKI, R. B., 2003. – Obligatory "peer-reviewing": can cosmetics really help? *Antenna*, **27** (4): 251-256.

KOSUCH, J., VENCES, M., DUBOIS, A., OHLER, A. & BÖHME, W., 2001. – Out of Asia: mitochondrial DNA evidence for an Oriental origin of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus*. *Mol. Phyl. Evol.*, **21** (3): 398-407.

PAILLETTE, M., 1967. – Valeur taxinomique des émissions sonores chez les *Hyla* (Amphibiens, Anoures) de la faune française. *C. r. Acad. Sci.*, (D), **264**: 1626-1628.

ROSTAND, J., 1963. – D'un humanisme scientifique. *In*: J. ROSTAND, *Le droit d'être naturaliste*, Paris, Stock, 1963: 25-53.

Alytes, 2006, **24** (1-4): 6-21.

Une nouvelle ergotaxinomie des Megophryidae (Amphibia, Anura)

Magali DELORME, Alain DUBOIS, Stéphane GROSJEAN & Annemarie OHLER

Reptiles & Amphibiens, USM 602 Taxonomie & Collections,
Département Systématique & Evolution, Muséum National d'Histoire Naturelle,
Case postale 30, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
<magali.delorme@suricat.net>; <adubois@mnhn.fr>; <sgrosjea@mnhn.fr>; <ohler@mnhn.fr>

Based on recent morphological and molecular cladistic hypotheses, a new ergotaxonomy (provisional classification) of the family Megophryidae is presented, including three subfamilies, four tribes, ten genera and six subgenera.

Au sein de l'ordre des Amphibiens Anoures, un ensemble de genres à distribution orientale, eurasiatique et nord-américaine est souvent désigné comme "superfamille des *PELOBATOIDEA*" (DUBOIS, 1984, 2005; DUELLMAN & TRUEB, 1985; FROST et al., 2006). Cet ensemble comporte quatre unités, dont les relations phylogénétiques ont fait l'objet de plusieurs études récentes (SANCHÍZ, 1998; GARCÍA-PARÍS et al., 2003; HAAS, 2003; CANNATELLA & HILLIS, 2004; HOEGG et al., 2004; ROELANTS & BOSSUYT, 2005; SAN MAURO et al., 2005; FROST et al., 2006). Malgré ces travaux, il n'existe pas encore d'hypothèse vraiment robuste concernant les relations cladistiques entre ces groupes, incluant notamment une résolution de la position des genres fossiles, mais la validité des quatre groupes eux-mêmes fait actuellement l'objet d'un consensus. Etant donné que les rangs nomenclaturaux comme famille, sous-famille ou genre ne font pas l'objet de définition, biologique ou autre (DUBOIS, 2006*a*-*b*), le rang attribué à un taxon supraspécifique dans toute taxinomie est largement arbitraire, et résulte souvent d'un consensus entre spécialistes. Les quatre groupes évoqués ici peuvent être pour l'instant traités, soit comme quatre sous-familles d'une unique famille des *PELOBATIDAE* (DUBOIS, 2005), soit comme quatre familles distinctes (FROST et al., 2006). Par souci de nous conformer à la tendance majoritaire parmi les spécialistes ces dernières années, nous attribuons ici le rang de famille à ces quatre taxons, soit: les *MEGOPHRYIDAE* Bonaparte, 1850 (1931); les *PELOBATIDAE* Bonaparte, 1850; les *PELODYTIDAE* Bonaparte, 1850; et les *SCAPHIOPODIDAE* Cope, 1865. La présente note concerne la première de ces familles, à distribution est-asiatique et orientale.

Plusieurs études récentes ont été consacrées à l'analyse des relations phylogénétiques au sein de ce groupe, en s'appuyant, pour l'une sur la caryologie (RAO & YANG, 1997), pour une autre sur la morphologie externe et l'anatomie bucco-pharyngée des têtards (GROSJEAN, sous presse), pour deux autres sur le séquençage de deux gènes mitochondriaux (ARNr 16S et

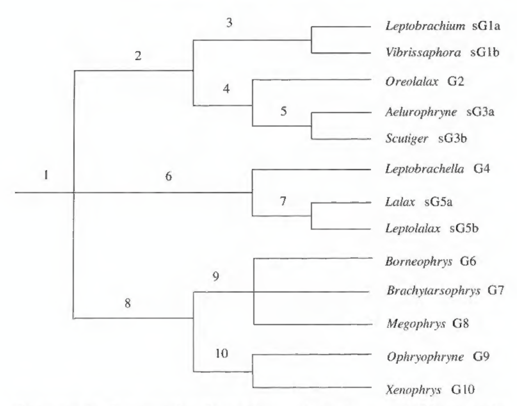


Fig. 1. – Récapitulatif sur les relations phylogénétiques au sein des MEGOPHRYIDAE inférées des données morphologiques et moléculaires de [1] RAO & YANG (1997), [2] ZHENG et al. (2004*a*), [3] ZHENG et al. (2004*b*), [4] GROSJEAN (sous presse) et [5] DELORME et al. (soumis). Les numéros à droite précédés de lettres désignent les genres (G) et les sous-genres (sG) tels que numérotés dans le texte. Les numéros portés sur les branches correspondent aux taxons suivants (les chiffres entre crochets ci-après renvoient aux 5 références ci-dessus où sont fournies les informations étayant les "clades"): (1) famille MEGOPHRYIDAE Bonaparte, 1850 (1931) [1-5]; (2) sous-famille LEPTOBRACHIINAE Dubois, 1983 [2-5]; (3) tribu LEPTOBRACHIINI Dubois, 1983 et genre *Leptobrachium* Tschudi, 1838 [3, 5]; (4) tribu OREOLALAGINI Tian & Hu, 1985 [3, 5]; (5) genre *Scutiger* Theobald, 1868 [2-3, 5]; (6) sous-famille LEPTOLALAGINAE nov. [2-5]; (7) genre *Leptolalax* Dubois, 1980 [3, 5]; (8) sous-famille MEGOPHRYINAE Bonaparte, 1850 (1931) [1-5]; (9) tribu XENOPHRYINI nov. [1, 5]; (10) tribu MEGOPHRYINI Bonaparte, 1850 (1931) [1, 5].

cytochrome b) (ZHENG et al., 2004*a-b*), et enfin pour une autre à la fois sur la morphologie externe des adultes et têtards et sur le séquençage de deux gènes (ARNr mitochondrial 12S et 16S) (DELORME et al., soumis). Ces travaux confirment le monophylétisme du groupe, mais sont en conflit concernant l'agencement des genres à l'intérieur de celui-ci, en particulier quant à la place du "clade" *Leptobrachella-Leptolalax*. Nous avons donc choisi de présenter ici un consensus provisoire des diverses hypothèses proposées par ces auteurs, en considérant cette dernière question comme irrésolue (fig. 1). Nous subdivisons ci-dessous cette famille en trois sous-familles, quatre tribus, dix genres et six sous-genres. Cette ergotaxinomie (classifi-

cation provisoire) devra être modifiée en ce qui concerne les relations hiérarchiques entre les taxons lorsque leurs relations phylogénétiques seront mieux comprises, mais nous pensons que les groupes eux-mêmes, tels que définis ci-dessous, resteront pour la plupart inchangés.

Nous donnons ci-dessous pour chaque taxon: (1) dans le texte, une apognose (DUBOIS, 1997), c'est-à-dire une liste d'états de caractères considérés apomorphiques pour le taxon, comme résultat des analyses cladistiques de GROSJEAN (sous presse) et DELORME (soumis); pour quelques rares taxons nous ne donnons pas d'apognose, car il s'agit de taxons pour lesquels nous ne connaissons pas d'apomorphies morphologiques, mais dans de tels cas les taxons-frères sont toujours caractérisés par des apognoses qui s'appliquent à tous leurs membres examinés, sans exception; (2) dans un tableau, une diagnose, c'est-à-dire une liste d'états de caractères considérés discriminants par rapport aux taxons frères; (3) dans le texte, la liste des taxons inclus; (4) dans le texte, la distribution du taxon, en ne prenant en compte que les pays et, pour la Chine et l'Inde, les provinces. On trouvera en appendice 1 la liste de tous les spécimens examinés pour les travaux de GROSJEAN (sous presse) et de DELORME (soumis). Tous les états de caractères que nous considérons comme apognostiques ou diagnostiques pour un taxon ont été observés chez tous les spécimens rapportés à ce taxon dans l'appendice 1.

Super-famille *PELOBATOIDEA* Bonaparte, 1850.

Famille *MEGOPHRYIDAE* Bonaparte, 1850 (1931). – *Apognose*: Crêtes vomériennes, si présentes, en forme de gouttes et s'orientant vers l'arrière de la bouche; ouvertures des sacs vocaux, si présentes, moyennes ou petites; glande fémorale individualisée; muscle caudal du têtard plus haut que les nageoires dorsale et ventrale de la queue; spiraculum du têtard avec l'extrémité libre; absence de papilles linguales chez le têtard; une chambre branchiale unique de chaque côté chez le têtard. – *Répartition*: Bhoutan, Birmanie, Brunei, Chine (Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hainan, Hong Kong, Hubei, Hunan, Jiangxi, Qinghai, Shaanxi, Sichuan, Xizang, Yunnan et Zhejiang), Inde (Assam, Jammu & Kashmir, Meghalaya et Sikkim), Indonésie, Laos, Malaisie, Philippines, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Trois sous-familles, dont le tableau 1 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(1) Sous-famille *LEPTOBRACHIINAE* Dubois, 1983. – *Apognose*: Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon défini seulement par des états de caractères plésiomorphes. – *Répartition*: Bhoutan, Birmanie, Brunei, Chine (Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hainan, Hong Kong, Hubei, Hunan, Jiangxi, Qinghai, Shaanxi, Sichuan, Xizang, Yunnan et Zhejiang), Inde (Assam, Jammu & Kashmir, Meghalaya et Sikkim), Indonésie, Laos, Malaisie, Philippines, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Deux tribus, dont le tableau 2 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(a) Tribu *LEPTOBRACHIINI* Dubois, 1983. Genre-type: *Leptobrachium* Tschudi, 1838. – *Apognose*: Présence d'un réseau sur la peau du corps; présence de nombreuses petites glandes sur le flanc. – *Répartition*: Birmanie, Brunei, Chine (Fujian, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hainan, Hunan, Jiangxi, Sichuan, Yunnan et Zhejiang), Inde (Assam et Meghalaya), Indonésie, Laos, Malaisie, Philippines, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Un genre.

Tableau 1. — Principaux caractères différentiels entre les trois sous-familles de la famille des *Megophryidae* Bonaparte, 1850 (1931). TC: type de caractère: A, concernant les adultes; O, concernant les œufs; T, concernant les têtards.

TC	Caractère	*Leptobrachiinae* Dubois, 1983	*Leptolalaginae* nov.	*Megophryinae* Bonaparte, 1850 (1931)
A	Projections palpébrales	Absentes	Absentes	Présentes ou absentes
A	Différence de couleur entre les parties supérieure et inférieure de l'iris	Présente ou absente	Présente ou absente	Absente
A	Dents vomériennes	Absentes	Absentes	Présentes ou absentes
A	Ligne de coloration plus claire reliant la mâchoire inférieure et les bras	Absente	Absente	Présente ou absente
A	Forme et position du tubercule palmaire interne	Arrondi, ne s'étendant pas sur le 1er métacarpien	Arrondi, ne s'étendant pas sur le 1er métacarpien	Ovale, s'étendant sur le 1er métacarpien
A	Taille du tubercule palmaire interne	Moyenne	Grande	Moyenne
A	Lignes glandulaires transversales sur les cuisses	Absentes	Absentes	Présentes ou absentes
A	Forme des glandes axillaires	Large et aplatie	Large et aplatie, ou en petits mamelons coniques	Petits mamelons coniques
A	Position des glandes axillaires	Sur les flancs à l'arrière de l'insert on des bras ou sur les côtés de la poitrine	Sur les côtés de la poitrine	Sur les côtés de la poitrine
A	Glandes fémorales	Présentes ou absentes	Présentes	Présentes
A	Forme de la tête	Large	Étroite	Large ou étroite
A	Relation entre les talons lorsque les membres postérieurs sont mis à angle droit avec le corps	Éloignés ou juste en contact	Se croisant largement	Éloignés, se touchant ou se croisant
A	Épines nuptiales sur les doigts des mâles reproducteurs	Absentes ou présentes	Absentes	Présentes
O	Pigmentation	Pigmentés ou non	Non pigmentés	Non pigmentés
T	Narines	Non tubulaires, entourées par un rebord surélevé	Non tubulaires, entourées par un rebord surélevé	Tubulaires et allongées
T	Rostrodonte	Kératinisé, visible extérieurement	Kératinisé, visible extérieurement	Non kératinisé, non visible extérieurement
T	Position du disque oral	Ventrale	Ventrale	Dorsale
T	Forme du disque oral	En disque	En coupe	En entonnoir, avec des extensions latérales, portant des crêtes
T	Forme du labium inférieur du disque oral	Unilobé avec une extension médiane	Bilobé	Unilobé
T	Rangée marginale de papilles du labium supérieur	Continue ou interrompue au milieu	Continue	Continue
T	Kératodontes	Présents	Présents ou absents	Absents
T	Position de l'anus	Dextre	Dextre	Médiane

Tableau 2. – Principaux caractères différentiels entre les deux tribus de la sous-famille des *Leptobrachiinae* Dubois, 1983, ainsi qu'entre les genres et les sous-genres qui les composent. TC, type de caractère: A, concernant les adultes, O, concernant les œufs, T, concernant les têtards. Indice de dimorphisme sexuel de taille (Size Sex Dimorphism Index ou SSDI, Dubois & Ohler, 1998): rapport (en pour mille) de la longueur museau-anus des mâles adultes sur celle des femelles adultes.

TC	Caractère	*Leptobrachini* Dubois, 1983		*Oreolalagini* Tian & Hu, 1985		
		Leptobrachium Tschudi, 1838		*Oreolalax* Myers & Leviton, 1962	*Scutiger* Theobald, 1868	
		Leptobrachium Tschudi, 1838	*Vibrissaphora* Liu, 1945		*Aelurophryne* Boulenger, 1919	*Scutiger* Theobald, 1868
A	[illegible] sur les paupières	Absentes		Présentes		
A	Canthus rostralis	Très obtus, région loréale convexe		Peu distinct, région loréale verticale ou légèrement concave		
A	Anneau tympanique	Visible	Caché	Présent	Absent	
A	Repli supratympanique	Fin		Légèrement épaissi	Très épaissi, glandulaire	
A	Épines ou spinules sur la lèvre supérieure des mâles	Absentes	Grandes épines coniques, noires, très kératinisées	Spinules, petites mais bien kératinisées et noires		
A	Épines ou aspérités sur le dos	Absentes		Présentes	Présentes	Présentes ou absentes
A	Dents maxillaires	Présentes		Présentes	Absentes	Présentes en bourgeons ou absentes
A	Réseau glandulaire sur le dos	Présent		Absent		
A	Nombreuses petites glandes sur les flancs	Présentes		Absentes		
A	Position des glandes axillaires	Sur les flancs à l'arrière de l'insertion des bras		Sur les flancs à l'arrière de l'insertion des bras	Sur les côtés de la poitrine	
A	Glandes pectorales	Absentes		Présentes, de même taille que les glandes axillaires	Présentes, plus grandes que les glandes axillaires	Présentes, de même taille que les glandes axillaires

Tableau 2. (suite et fin).

TC	Caractère	*Leptobrachiini* Dubois, 1983		*Oreolalagini* Tian & Hu, 1985		
		Leptobrachium Tschudi, 1838		*Oreolalax* Myers & Leviton, 1962	*Scutiger* Theobald, 1868	
		Leptobrachium Tschudi, 1838	*Vibrissaphora* Liu, 1945		*Aelurophryne* Boulenger, 1919	*Scutiger* Theobald, 1868
A	Petites glandes rondes et plates sur les bras	Absentes		Présentes		
A	Épines nuptiales sur le doigt I	Absentes		Noires, de taille moyenne	Noires et grosses, coniques	Noires, assez petites
A	Étalement des épines nuptiales du doigt I	Absentes		S'étendant sur l'avant-bras	Jusqu'à la première articulation du doigt I	
A	Épines nuptiales sur partie interne du doigt II	Absentes		De même aspect que sur le doigt I		
A	Épines nuptiales sur le doigt III	Absentes		Absentes	Absentes	De même aspect que sur le doigt I
A	Élargissement des bras des mâles par rapport à ceux des femelles	Absent	Présent	Absent	Absent ou présent	
A	Relation entre les talons lorsque les membres postérieurs sont mis à angle droit par rapport au corps	Très éloignés		En contact	Très éloignés	
A	Indice moyen de dimorphisme sexuel de taille (SSDI)	Inférieur à 1000 (mâles plus petits que les femelles)	Supérieur à 1000 (mâles plus grands que les femelles)	Inférieur à 1000 (mâles plus petits que les femelles)		
A	Glandes fémorales	Présentes		Présentes	Absentes	
A	Sacs vocaux	Présents	Absents ou présents	Absents ou présents	Absents ou présents	Absents
O	Pigmentation des œufs	Présente		Absente		
T	Marque en forme de Y sur la queue	Absente ou présente	Présente	Absente		
T	Narines	Surmontées d'une petite projection médiodorsale	Cernées de dix petites projections	Surmontées de deux ou trois petites projections médiodorsales	Surmontées d'une petite projection médiodorsale	

(G1) Genre *Leptobrachium* Tschudi, 1838. – *Apognose*. Voir sous la tribu. – *Répartition*: Voir sous la tribu. – *Contenu*: Deux sous-genres, dont le tableau 2 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(sG1a) Sous-genre *Leptobrachium* Tschudi, 1838. Espèce-type, par monotypie: *Leptobrachium hasseltii* Tschudi, 1838. – *Apognose*: Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon défini seulement par des états de caractères plésiomorphes. – *Répartition*: Birmanie, Brunei, Chine (Hainan et Yunnan), Inde (Assam et Meghalaya), Indonésie, Laos, Malaisie, Philippines, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Quinze espèces: *Leptobrachium (Leptobrachium) abbotti* (Cochran, 1926); *Leptobrachium (Leptobrachium) banae* Lathrop, Murphy, Orlov & Ho, 1998; *Leptobrachium (Leptobrachium) buchardi* Ohler, Teynié & David, 2004; *Leptobrachium (Leptobrachium) chapaense* (Bourret, 1937); *Leptobrachium (Leptobrachium) gunungense* Malkmus, 1996; *Leptobrachium (Leptobrachium) hainanense* Ye & Fei, 1993; *Leptobrachium (Leptobrachium) hasseltii* Tschudi, 1838; *Leptobrachium (Leptobrachium) hendricksoni* Taylor, 1962; *Leptobrachium (Leptobrachium) huashen* Fei & Ye, 2005; *Leptobrachium (Leptobrachium) montanum* Fischer, 1885; *Leptobrachium (Leptobrachium) mouhoti* Stuart, Sop & Neang, 2006; *Leptobrachium (Leptobrachium) nigrops* Berry & Hendrickson, 1963; *Leptobrachium (Leptobrachium) pullum* (Smith, 1921); *Leptobrachium (Leptobrachium) smithi* Matsui, Nabhitabhata & Panha, 1998; *Leptobrachium (Leptobrachium) xanthospilum* Lathrop, Murphy, Orlov & Ho, 1998.

(sG1b) Sous-genre *Vibrissaphora* Liu, 1945. Espèce-type, par monotypie: *Vibrissaphora boringii* Liu, 1945. – *Apognose*. Presence de 2 à 61 épines larges, noires, sur le bord de la lèvre supérieure du mâle reproducteur; indice moyen de dimorphisme sexuel de taille (SSDI, Dubois & Ohler, 1998) supérieur à 1000, narine du têtard entourée de 10 petites projections. – *Répartition*: Chine (Fujian, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hunan, Jiangxi, Sichuan, Yunnan et Zhejiang) et Vietnam. – *Contenu*: Six espèces: *Leptobrachium (Vibrissaphora) ailaonicum* (Yang, Chen & Ma, 1983); *Leptobrachium (Vibrissaphora) boringii* (Liu, 1945); *Leptobrachium (Vibrissaphora) echinatum* Dubois & Ohler, 1998; *Leptobrachium (Vibrissaphora) leishanense* (Liu & Hu, 1973); *Leptobrachium (Vibrissaphora) liui* (Pope, 1947); *Leptobrachium (Vibrissaphora) ngoclinhensis* (Orlov, 2005).

(b) Tribu *Oreolalagini* Tian & Hu, 1985. Genre-type: *Oreolalax* Myers & Leviton, 1962. – *Apognose*: Présence de glandes pectorales. – *Répartition*: Bhoutan, Birmanie, Chine (Gansu, Guizhou, Henan, Hubei, Ningxia, Qinghai, Shaanxi, Sichuan, Xizang et Yunnan), Inde (Jammu & Kashmir, Meghalaya et Sikkim) et Népal. – *Contenu*: Deux genres, dont le tableau 2 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(G2) Genre *Oreolalax* Myers & Leviton, 1962. Espèce-type, par designation originale: *Scutiger pingii* Liu, 1943. – *Apognose*. Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon seulement défini par des états de caracteres plesiomorphes. – *Répartition*: Chine (Gansu, Guizhou, Henan, Hubei, Shaanxi, Sichuan et Yunnan). – *Contenu*. Dix-sept espèces: *Oreolalax chuanbeiensis* Tian, 1983; *Oreolalax granulosus* Fei, Ye & Chen, 1991; *Oreolalax jingdongensis* Ma, Yang & Li, 1983; *Oreolalax liangbeiensis* Liu & Fei, 1979; *Oreolalax lichuanensis* Hu & Fei, 1979; *Oreolalax major* (Liu & Hu, 1960); *Oreolalax multipunctatus* Wu, Zhao, Inger & Shaffer, 1993; *Oreolalax nanjiangensis* Fei & Ye, 1999; *Oreolalax omeimontis* (Liu & Hu, 1960); *Oreolalax pingii* (Liu, 1943); *Oreolalax popei* (Liu, 1947); *Oreolalax puxiongensis* Liu & Fei, 1979; *Oreolalax rhodostigmatus* Hu & Fei, 1979; *Oreolalax rugosus*

(Liu, 1943), *Oreolalax schmidti* (Liu, 1947); *Oreolalax weigoldi* (Vogt, 1924); *Oreolalax xiangchengensis* Fei & Huang, 1983.

(G3) Genre *Scutiger* Theobald, 1868. *Apognose*: Tympan absent; replis supratympaniques larges et épais, ressemblant à des glandes parotoïdes. - *Repartition*. Bhoutan, Birmanie, Chine (Gansu, Ningxia, Qinghai, Shaanxi, Sichuan, Xizang et Yunnan), Inde (Jammu & Kashmir, Meghalaya et Sikkim) et Népal. *Contenu*: Deux sous-genres, dont le tableau 2 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(sG3a) Sous-genre *Aelurophryne* Boulenger, 1919. Espèce-type, par monotypie: *Bufo mammatus* Günther, 1896 *Apognose* Des épines de très grande taille, très keratinisées, composant les pelotes nuptiales. – *Répartition*. Bhoutan, Birmanie et Chine (Qinghai, Sichuan, Xizang et Yunnan) *Contenu*: Huit espèces· *Scutiger (Aelurophryne) adungensis* Dubois, 1979, *Scutiger (Aelurophryne) bhutanensis* Delorme & Dubois, 2001; *Scutiger (Aelurophryne) glandulatus* (Liu, 1950); *Scutiger (Aelurophryne) gongshanensis* Yang & Su, 1978, *Scutiger (Aelurophryne) jiulongensis* Fei, Ye & Jiang, 1996; *Scutiger (Aelurophryne) mammatus* (Gunther, 1896), *Scutiger (Aelurophryne) muliensis* Fei & Ye, 1986, *Scutiger (Aelurophryne) tuberculatus* Liu & Fei, 1979.

(sG3b) Sous-genre *Scutiger* Theobald, 1868 Espèce-type, par monotypie *Bombinator sikimmensis* Blyth, 1854. – *Apognose*. Dents maxillaires en bourgeon ou absentes; présence de pelotes nuptiales sur les doigts III chez le mâle reproducteur. *Répartition*: Bhoutan, Chine (Gansu, Ningxia, Qinghai, Shaanxi, Sichuan et Xizang), Inde (Jammu & Kashmir, Meghalaya et Sikkim) et Népal *Contenu*: Neuf espèces *Scutiger (Scutiger) boulengeri* (Bedriaga, 1898); *Scutiger (Scutiger) chintingensis* Liu & Hu, 1960; *Scutiger (Scutiger) hupanensis* Huang, 1985, *Scutiger (Scutiger) maculatus* (Liu, 1950); *Scutiger (Scutiger) nepalensis* Dubois, 1974; *Scutiger (Scutiger) ningshanensis* Fang, 1985; *Scutiger (Scutiger) nyingchiensis* Fei, 1977; *Scutiger (Scutiger) pingwuensis* Liu & Tian, 1978, *Scutiger (Scutiger) sikimmensis* (Blyth, 1854)

(2) Sous-famille *LEPTOLALAGINAE* nov Genre-type· *Leptolalax* Dubois, 1980 *Apognose*· Tête etroite, plus longue que large, tubercule palmaire externe arrondi, bien plus petit que le tubercule interne; têtard avec une entaille médiane sur chaque labium, un disque oral en forme de coupe, un espace entre les papilles marginales et les papilles submarginales du disque oral, huit paires ou plus de papilles medianes sur le velum ventral, et deux groupes de pustules posterieurement a l'arène du plafond buccal *Répartition* Birmanie, Brunei, Cambodge, Chine (Fujian, Hong Kong, Guangxi, Sichuan, Yunnan et Zhejiang), Indonesie, Laos, Malaisie, Natuna, Thaïlande et Vietnam. *Contenu*: Deux genres, dont le tableau 3 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(G4) Genre *Leptobrachella* Smith, 1925 Espèce-type, par monotypie. *Leptobrachium natunae* Günther, 1895 *Apognose* Adultes de taille très petite, doigt II bien plus long que le doigt I; extrémites des doigts et orteils avec des disques lanceolés, rostrodonte faiblement kératinise, cassable ou flexible. *Répartition*· Brunei, Indonesie, Malaisie et Natuna *Contenu* Sept espèces: *Leptobrachella baluensis* Smith, 1931, *Leptobrachella brevicrus* Dring, 1984, *Leptobrachella mjobergi* Smith, 1925, *Leptobrachella natunae* (Gunther, 1895), *Leptobrachella palmata* Inger & Stuebing, 1992, *Leptobrachella parva* Dring, 1984; *Leptobrachella serasanae* Dring, 1984

Tableau 3. – Principaux caractères différentiels entre les deux genres de la sous-famille des *LEPTOLALAGINAE* nov. TC: type de caractère: A, concernant les adultes; T, concernant les têtards.

<table>
<tr><th rowspan="2">TC</th><th rowspan="2">Caractère</th><th rowspan="2">Leptobrachella Smith, 1925</th><th colspan="2">Leptolalax Dubois, 1980</th></tr>
<tr><th>Lalax nov.</th><th>Leptolalax Dubois, 1980</th></tr>
<tr><td>A</td><td>Glandes sur les paupières</td><td>Absentes</td><td colspan="2">Présentes</td></tr>
<tr><td>A</td><td>Forme des glandes axillaires</td><td>Petits mamelons coniques</td><td colspan="2">Larges et aplaties</td></tr>
<tr><td>A</td><td>Repli glandulaire latéro-ventral</td><td>Absent</td><td>Présent</td><td>Absent</td></tr>
<tr><td>A</td><td>Extrémités des doigts et orteils</td><td>Disques lancéolés</td><td colspan="2">Arrondies</td></tr>
<tr><td>A</td><td>Longueur respective des doigts I et II</td><td>II > I</td><td colspan="2">Subégaux</td></tr>
<tr><td>A</td><td>Tubercules surnuméraires sous les pieds</td><td>Absents</td><td colspan="2">Présents</td></tr>
<tr><td>T</td><td>Narines</td><td>Surmontées d'une projection médiodorsale</td><td>Cernées de quatre lobes juxtaposés</td><td>Surmontées d'une projection médiodorsale</td></tr>
<tr><td>T</td><td>Rostrodonte</td><td>Faiblement kératinisé, flexible, portant des dentelures fines</td><td>Très kératinisé, cassable, portant des dentelures grossières</td><td>Très kératinisé, cassable, portant des dentelures fines</td></tr>
<tr><td>T</td><td>Kératodontes</td><td>Absents</td><td colspan="2">Présents</td></tr>
</table>

(G5) Genre *Leptolalax* Dubois, 1980. - *Apognose*. Tubercules surnuméraires présents sur les orteils, mais absents sur les doigts. *Répartition*: Birmanie, Brunei, Cambodge, Chine (Fujian, Hong Kong, Guangxi, Sichuan, Yunnan et Zhejiang), Laos, Indonésie, Malaisie, Thaïlande et Vietnam. *Contenu*: Deux sous-genres, dont le tableau 3 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(sG5a) Sous-genre *Lalax* nov. Espèce-type par présente désignation: *Leptolalax bourreti* Dubois, 1983. Etymologie du nomen: grec *lalos*, "bavard", racine employée dans plusieurs nomina génériques de la famille. *Apognose*: Repli glandulaire latéro-ventral présent; narines du têtard cernées de 4 lobes juxtaposés. *Répartition*: Birmanie, Cambodge, Chine (Fujian, Guangxi, Hong Kong, Sichuan, Yunnan et Zhejiang), Indonésie, Laos, Malaisie, Thaïlande et Vietnam. *Contenu*: Onze espèces: *Leptolalax (Lalax) alpinus* Fei, Ye & Li, 1991; *Leptolalax (Lalax) bourreti* Dubois, 1983; *Leptolalax (Lalax) lateralis* (Anderson, 1871); *Leptolalax (Lalax) liui* Fei & Ye, 1991; *Leptolalax (Lalax) nahangensis* Lathrop, Murphy, Orlov & Ho, 1998; *Leptolalax (Lalax) oshanensis* (Liu, 1950); *Leptolalax (Lalax) pelodytoides* (Boulenger, 1893); *Leptolalax (Lalax) pluvialis* Ohler, Marquis, Swan & Grosjean, 2000; *Leptolalax (Lalax) sungi* Lathrop, Murphy, Orlov & Ho, 1998; *Leptolalax (Lalax) tuberosus* Inger, Orlov & Darevsky, 1999; *Leptolalax (Lalax) ventripunctatus* Fei, Ye & Li, 1991.

Note. Le nomen *Ixalus lateralis* Anderson, 1871 a été traditionnellement associé à une espèce du genre *Megophrys*. Pourtant la description originale de cette espèce (ANDERSON, 1871: 29), ainsi que la redescription et la figure donnée par ANDERSON (1879: 844) correspondent manifestement à une espèce du sous-genre *Lalax*, proche de *Leptolalax pelodytoides* ou identique à celle-ci, *Leptolalax lateralis*. Dans l'attente d'une révision de ce sous-genre, dont la nécessité s'impose, nous traitons provisoirement ces deux nomina spécifiques comme valides. Le nomen *lateralis* fait clairement référence au repli glandulaire

latéro-ventral diagnostique du sous-genre. Quant à l'espèce traditionnellement connue sous le nomen de *Megophrys lateralis*, elle figure ci-dessous sous le nomen de *Xenophrys major*.

(sG5b) Sous-genre *Leptolalax* Dubois, 1980. Espèce-type, par désignation originale: *Leptobrachium gracile* Günther, 1872. – *Apognose*: Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon seulement défini par des états de caractères plésiomorphes. – *Répartition*: Brunei, Indonésie et Malaisie. – *Contenu*. Huit espèces: *Leptolalax (Leptolalax) arayai* Matsui, 1997; *Leptolalax (Leptolalax) dringi* Dubois, 1987; *Leptolalax (Leptolalax) gracilis* (Günther, 1872); *Leptolalax (Leptolalax) hamidi* Matsui, 1997; *Leptolalax (Leptolalax) heteropus* Boulenger, 1900, *Leptolalax (Leptolalax) kajangensis* Grismer, Grismer & Youmans, 2004; *Leptolalax (Leptolalax) maurus* Inger, Lakim, Biun & Yambun, 1997, *Leptolalax (Leptolalax) pictus* Malkmus, 1992.

(3) Sous-famille *MEGOPHRYINAE* Bonaparte, 1850 (1931). – *Apognose*: Présence de deux lignes claires reliant mâchoire inférieure et bras, deux fines crêtes glandulaires présentes sur le dos; tubercule palmaire interne allongé, s'étendant sur le premier métacarpien; tubercule palmaire externe allongé et diffus; pelotes nuptiales sur les côtes internes des faces dorsales des doigts I et II présentes, s'étendant jusqu'au poignet sur le doigt I, plus restreinte sur le doigt II; narines du têtard plus proches des pupilles que de l'extrémité du museau, en position dorso-latérale, en forme de tubes externes allongés; extrémité de la queue du têtard arrondie; disque oral du têtard en position dorsale, en forme d'entonnoir, entièrement entouré de minuscules papilles; têtard avec des crêtes sur les labia et un rostrodonte souple, ce dernier portant des dentelures en forme de dents de peigne, des papilles prélinguales non digitées et convexes, pas de papilles sur l'arène du plancher buccal, des arêtes longitudinales délimitant antérieurement l'arène du plancher buccal, des volets enveloppant la partie postérieure des arêtes longitudinales, pas de papilles médianes du vélum ventral, une arête prenariale en forme de U, un renforcement de la paroi antérieure des choanes, des papilles postnariales liées à une arête, des arêtes latérales sous forme d'arêtes longitudinales, une arête médiane de forme phallique, des protubérances à la suite des arêtes longitudinales, et l'intérieur de l'arène du plafond buccal lisse. – *Répartition*. Bangladesh, Birmanie, Brunei, Cambodge, Chine (Anhui, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hubei, Hong Kong, Hunan, Jiangxi, Shanxi, Sichuan, Xizang, Yunnan et Zhejiang), Inde (Arunachal Pradesh, Assam, Bengale occidental, Meghalaya et Sikkim), Indonésie, Laos, Malaisie, Népal, Philippines, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Deux tribus, dont le tableau 4 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(a) Tribu *MEGOPHRYINI* Bonaparte, 1850 (1931). Genre-type: *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822. – *Apognose*: Présence d'un repli de peau en arrière du crâne et épaississement de la peau du crâne, présence d'excroissances glandulaires en forme d'épines à la commissure des lèvres et sur le dos, deux fines crêtes glandulaires sur le côté du dos. – *Répartition*: Birmanie, Brunei, Chine (Guangxi, Guizhou, Hunan, Jiangxi, Sichuan et Yunnan), Indonésie, Malaisie, Philippines, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Trois genres, dont le tableau 4 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(G6) Genre *Borneophrys* nov. Espèce-type, par présente désignation: *Megophrys edwardinae* Inger, 1989. Etymologie du nomen: *Borneo*, nom de l'île où vit l'espèce-type, et grec *phrune*, "crapaud" contaminé par *ophrus*, "paupière" (par attraction du nomen *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822), racine employée dans plusieurs nomina génériques de la famille

Tableau 4. – Principaux caractères différentiels entre les deux tribus ici reconnues dans la sous-famille des *MEGOPHRYINAE* Bonaparte, 1850 (1931). Tous ces caractères concernent les adultes.

Caractère	*MEGOPHRYINI* Bonaparte, 1850 (1931)			*XENOPHRYINI* nov.	
	Borneophrys nov.	*Brachytarsophrys* Tian & Hu, 1983	*Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822	*Ophryophryne* Boulenger, 1903	*Xenophrys* Günther, 1864
Forme de la tête	Très large			Carrée	
Proportion de la tête	Plus de 25 % du corps			Moins de 25 % du corps	Plus de 25 % du corps
Projection du museau en avant de la mâchoire	Présente	Absente		Présente	
Repli de peau en arrière du crâne et épaississement de la peau du crâne	Présents			Absents	
Arêtes en angle entre les narines à l'extrémité du museau	Présentes			Absentes, museau tronqué	Présentes
Projections palpébrales	Présentes			Présentes	Présentes ou absentes
Forme des projections palpébrales	Composées de deux petits tubercules	Composées de 3 à 5 petits tubercules	Unique, grande et large projection	Unique, petite et conique	
Epines sur la lèvre supérieure des mâles	Présentes, fines et brunes	Présentes, fines et brunes ou absentes	Absentes	Présentes, fines et brunes	Présentes, fines et brunes, ou absentes
Epines sur la lèvre inférieure des mâles	Absentes			Présentes, fines et transparentes, ou absentes	Présentes, fines et brunes, ou absentes
Dents maxillaires	Présentes			Absentes	Présentes ou absentes
Dents vomériennes	Absentes	Présentes	Présentes	Absentes	Présentes ou absentes
Pupille	Verticale			Horizontale	Verticale
Tympan	Présent, très petit	Absent	Présent, très petit	Présent, large	Présent ou absent
Glande en contact avec le repli glandulaire supratympanique	Présente		Absente	Présente	Présente ou absente
Excroissances glandulaires en forme d'épines à la commissure des lèvres et sur le dos	Présentes			Absentes	
Deux fines crêtes glandulaires sur le dos	Présentes, parallèles et sur le côté du dos			Présentes, formant un Y, H ou X plus ou moins complet sur le dos	
Aspérités ou épines sur le dos	Absentes			Présentes ou absentes	
Epines sur le bas du ventre et à l'intérieur des cuisses	Absentes			Absentes	Présentes, fines et brunes, ou absentes
Epaisseur des membres postérieurs	Non massifs	Massifs	Non massifs	Non massifs ou peu massifs	
Relation entre les talons lorsque les membres postérieurs sont mis à angle droit avec le corps	Eloignés			Eloignés, se touchant ou se croisant	
Epines sur les pieds	Absentes			Présentes ou absentes	

– *Apognose*. Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon défini seulement par des états de caractères plésiomorphes. – *Répartition*. Malaisie. – *Contenu*: Une espèce: *Borneophrys edwardinae* (Inger, 1989).

(G7) Genre *Brachytarsophrys* Tian & Hu, 1983. Espèce-type, par désignation originale: *Leptobrachium carinense* Boulenger, 1889. – *Apognose*: Profil arrondi; pattes postérieures très massives, charnues. – *Répartition*. Birmanie, Chine (Guangxi, Guizhou, Hunan, Jiangxi, Sichuan et Yunnan), Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Cinq espèces: *Brachytarsophrys carinensis* (Boulenger, 1889), *Brachytarsophrys chuannanensis* Fei, Ye & Huang, 2001, *Brachytarsophrys feae* (Boulenger, 1887); *Brachytarsophrys intermedia* (Smith, 1921); *Brachytarsophrys platyparietus* Rao & Yang, 1997.

(G8) Genre *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822. Espèce-type, par monotypie: *Megophrys montana* Kuhl & Van Hasselt, 1822. – *Apognose*: Profil du museau pointu, portant une projection pointue, une unique projection palpébrale, large et aplatie, sur le bord de la paupière supérieure. – *Répartition*. Brunei, Indonésie, Malaisie, Philippines et Thaïlande. – *Contenu*: Cinq espèces: *Megophrys kobayashii* Malkmus & Matsui, 1997; *Megophrys ligayae* (Taylor, 1920); *Megophrys montana* Kuhl & Van Hasselt, 1822; *Megophrys nasuta* Schlegel, 1858; *Megophrys stejnegeri* (Taylor, 1920).

(b) Tribu *XENOPHRYINI* nov. Genre-type. *Xenophrys* Günther, 1864. – *Apognose*: Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon défini seulement par des états de caractère plesiomorphes. – *Répartition*. Bangladesh, Birmanie, Brunei, Cambodge, Chine (Anhui, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hubei, Hong Kong, Hunan, Jiangxi, Shaanxi, Shanxi (?), Sichuan, Xizang, Yunnan et Zhejiang), Inde (Arunachal Pradesh, Assam, Bengale occidental, Meghalaya et Sikkim), Indonésie, Laos, Malaisie, Népal, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*: Deux genres, dont le tableau 4 donne les principaux caractères diagnostiques différentiels.

(G9) Genre *Ophryophryne* Boulenger, 1903. Espèce-type, par monotypie: *Ophryophryne microstoma* Boulenger, 1903. – *Apognose*. Tête étroite (moins de 25 % de la longueur du corps); extrémité du museau tronquée, sans projection dermale; pupille horizontale, dents maxillaires absentes. – *Répartition*: Cambodge, Chine (Guangxi et Yunnan), Laos, Thaïlande et Vietnam. – *Contenu*. Cinq espèces: *Ophryophryne gerti* Ohler, 2003, *Ophryophryne hansi* Ohler, 2003; *Ophryophryne microstoma* Boulenger, 1903; *Ophryophryne pachyproctus* Kou, 1985; *Ophryophryne synoria* Stuart, Sok & Neang, 2006.

(G10) Genre *Xenophrys* Gunther, 1864. Espèce-type, par monotypie: *Xenophrys monticola* Gunther, 1864. – *Apognose*: Pas d'apomorphie morphologique connue, taxon défini seulement par des états de caractères plésiomorphes. – *Répartition*. Bangladesh, Birmanie, Brunei, Cambodge, Chine (Anhui, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hong Kong, Hubei, Hunan, Jiangxi, Shaanxi, Shanxi (?), Sichuan, Xizang, Yunnan et Zhejiang), Inde (Arunachal Pradesh, Assam, Bengale occidental, Meghalaya et Sikkim), Indonesie, Laos, Malaisie, Népal, Thaïlande et Vietnam. – Contenu. Trente-trois espèces: *Xenophrys aceras* (Boulenger, 1903), *Xenophrys auralensis* (Ohler, Swan & Daltry, 2002), *Xenophrys baluensis* (Boulenger, 1899); *Xenophrys binchuanensis* (Ye & Fei, 1995), *Xenophrys boettgeri* (Boulenger, 1899), *Xenophrys brachykolos* (Inger & Romer, 1961), *Xenophrys caudoprocta* (Shen, 1994); *Xenophrys daweimontis* (Rao & Yang, 1997), *Xenophrys dringi* (Inger, Stuebing

& Tan, 1995); *Xenophrys gigantica* (Liu, Hu & Yang, 1960); *Xenophrys glandulosa* (Fei, Ye & Huang, 1991); *Xenophrys huangshanensis* (Fei & Ye, 2005); *Xenophrys jingdongensis* (Fei & Ye, 1983); *Xenophrys kuatunensis* (Pope, 1929); *Xenophrys longipes* (Boulenger, 1886), *Xenophrys major* (Boulenger, 1908); *Xenophrys mangshanensis* (Fei & Ye, 1991); *Xenophrys medogensis* (Fei, Ye & Huang, 1983); *Xenophrys minor* (Stejneger, 1926); *Xenophrys nankiangensis* (Liu & Hu, 1966), *Xenophrys omeimontis* (Liu, 1950); *Xenophrys pachyproctus* (Huang, 1981); *Xenophrys palpebralespinosa* (Bourret, 1937); *Xenophrys parallelus* (Inger & Iskandar, 2005); *Xenophrys parva* (Boulenger, 1893), *Xenophrys robusta* (Boulenger, 1908); *Xenophrys shapingensis* (Liu, 1950), *Xenophrys shuichengensis* (Tian, Gu & Sun, 2000); *Xenophrys spinata* (Liu & Hu, 1973); *Xenophrys wawuensis* (Fei, Jiang & Zheng, 2001), *Xenophrys wuliangshanensis* (Ye & Fei, 1995); *Xenophrys wushanensis* (Ye & Fei, 1995); *Xenophrys zhangi* (Ye & Fei, 1992).

Note. Le nomen *Megalophrys kempii* Annandale, 1912 a été traditionnellement associé à une espèce du genre *Megophrys* ou *Xenophrys*. Pourtant la description originale de cette espèce (ANNANDALE, 1912: 20) mentionne que la peau du ventre est "obscurely granular", que les doigts portent des disques très petits mais distincts et que les orteils portent des petits disques et une palmure rudimentaire. L'étude de l'holotype ZSI 17013 (Ohler & Grosjean, observations inédites de décembre 2000 au Zoological Survey of India, Kolkota, Inde) confirme la présence d'une peau ventrale granuleuse. Cette peau est toujours lisse chez les Megophryidae, le ventre granuleux étant en revanche un caractère de rainettes ("treefrog belly skin", OHLER, 1999: 40). Bien que les Megophryidae puissent avoir les extrémités des doigts et orteils obtuses, légèrement élargies, celles-ci ne portent jamais de vrais disques avec des replis. L'holotype de cette espèce est dépourvu de dents vomériennes. *Megalophrys kempii* correspond manifestement à une espèce de la sous-famille Rhacophorinae, très probablement un membre du genre *Philautus*. Avant toute révision taxinomique de ce genre, le nomen *Philautus kempii* (Annandale, 1912) doit donc être ajouté à ceux dont BOSSUYT & DUBOIS (2001) ont dressé l'inventaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON, J., 1871. – A list of the reptilian accession to the Indian Museum, Calcutta, from 1865 to 1870, with a description of some new species. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, **40**: 12-39.

----- 1879. – *Anatomical and zoological researches, comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 and monograph of the two Cetacean genera* Platanista *and* Orcella. London, Quaritch, "1878". Vol. **1**: i-xxv + 1-985, Vol. **2**: pl. 1-81.

ANNANDALE, N., 1912. – Batrachia. *In*: *Zoological results of the Abor Expedition, 1911-12*, *Records of the indian Museum*, **8** (1): 7-36, pl. 2-4.

BOSSUYT, F. & DUBOIS, A., 2001. – A review of the frog genus *Philautus* Gistel, 1848 (Amphibia, Anura, Ranidae, Rhacophorinae). *Zeylanica*, **6** (1): 1-112.

CANNATELLA, D. & HILLIS, D. M., 2004. – Amphibians. Leading a life of slime. *In*: J. CRACRAFT & M. J. DONOGHUE (ed.), *Assembling the tree of life*, New York, Oxford University Press: 430-450.

DELORME, M., DUBOIS, A. & TILLIER, A., soumis. – Can external morphological characters be useful in anuran phylogenetic studies? The case of the Megophryidae (Amphibia, Anura).

DUBOIS, A., 1984. – La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, (A) **131**: 1-64.

----- 1997. – An evolutionary biologist's view on the science of biology. *Alytes*, **15** (3): 133-136.

----- 2005. – *Amphibia Mundi*. 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes*, **22**: 1-24.

----- 2006*a*. – New proposals for naming lower-ranked taxa within the frame of the *International Code of Zoological Nomenclature*. *Comptes rendus Biologies*, **329** (10): 823-840.

----- 2006*b*. – Incorporation of nomina of higher-ranked taxa into the *International Code of Zoological Nomenclature*: some basic questions. *Zootaxa*, **1337**: 1-37.

DUBOIS, A. & OHLER, A., 1998. – A new species of *Leptobrachium* (*Vibrissaphora*) from Vietnam, with a review of taxonomy of genus *Leptobrachium*. *Dumerilia*, **4** (1): 1-32.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L., 1985. – *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill, "1986": i-xix + 1-670.

FROST, D. R., GRANT, T., FAIVOVICH, J., BAZIN, R. H., HAAS, A., HADDAD, C. F. B., DE SA, R. O., CHANNING, A., WILKINSON, M., DONNELLAN, S. C., RAXWORTHY, C. J., CAMPBELL, J. A., BLOTTO, B. L., MOLER, P., DREWES, R. C., NUSSBAUM, R. A., LYNCH, J. D., GREEN, D. M. & WHEELER, W. C., 2006. – The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **297**: 1-370.

GARCÍA-PARIS, M., BUCHHOLZ, D. R. & PARRA-OLEA, G., 2003. – Phylogenetic relationships of Pelobatoidea re-examined using mtDNA. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, **28**: 12-23.

GROSJEAN, S., sous presse. - Apport des caractères larvaires à la phylogenie des Amphibiens Anoures. Cas de deux familles: les Megophryidae et les Ranidae. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*.

HAAS, A., 2003. – Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, **19**: 23-89.

HOEGG, S., VENCES, M., BRINKMANN, H. & MEYER, A., 2004. – Phylogeny and comparative substitution rates of frogs inferred from sequences of three nuclear genes. *Molecular Biology & Evolution*, **21** (7): 1188-1200.

OHLER, A., 1999. – The identity of *Dendrobatorana* Ahl, 1927 (Amphibia, Ranoidea). *Mitteilungen des Museums fur Naturkunde Berlin*, **75** (1): 37-45.

RAO, D. & YANG, D., 1997. – The karyotypes of Megophryinae (Pelobatidae) with a discussion on their classification and phylogenetic relationships. *Asiatic herpetological Research*, **7**: 93-102.

ROELANTS, K. & BOSSUYT, F., 2005. - Archaeobatrachian paraphyly and Pangaean diversification of crown-group frogs. *Systematic Biology*, **54** (1): 111-126.

SAN MAURO, D., VENCES, M., ALCOBENDAS, M., ZARDOYA, R. & MEYER, A., 2005. – Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist*, **165** (5): 590-599.

SANCHIZ, B., 1998. - Salientia. *In*: P. WELLNHOFER (ed.), *Handbuch der Palaoherpetologie*, Teil **4**, München, Friedrich Pfeil: i-xii + 1-275.

ZHENG, Y.-C., MO, B.-H., LIU, Z.-J. & ZENG, X.-M., 2004*a*. – Phylogenetic relationships of megophryid genera (Anura: Megophryidae) based on partial sequences of mitochondrial 16S rRNA gene. *Zoological Research*, **25** (3): 205-213.

ZHENG, Y.-C., ZENG, X.-M., YUAN, Y.-Z. & LIU, Z.-J., 2004*b*. – Phylogenetic positions of *Ophryophryne* and four *Leptobrachium* group genera in Megophryidae (Anura). *Sichuan Journal of Zoology*, **23** (3): 290-295.

Corresponding editor: Miguel VENCES

APPENDICE 1

MATÉRIEL EXAMINÉ

Les abréviations suivantes désignent les collections où sont stockés les specimens utilisés pour les travaux de GROSJEAN (sous presse) et DELORME et al. (soumis): ASIZB, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing; IEBR, Institut of Ecological and Biological Research, Hanoi, Vietnam; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, USA; KUHE, Kyoto University, Kyoto; MNHN, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. Les numeros de collection des specimens adultes observes pour les analyses morphologiques sont imprimes en romain, ceux des têtards en *italique* et ceux utilisés dans les analyses moleculaires en **gras**. Les specimens provenant de l'Universite de Kyoto et quelques-uns provenant du Field Museum of Chicago sont depourvus d'informations concernant la localité.

Alytes obstetricans. – FRANCE: Gard, Goudargues, MNHN 1988.7558-7559, 7570, 7918-7919; Loire, Sury-le-Comtal, MNHN 1981.689-697, **MNHN 1998.0120**; Pyrenees Atlantiques, *MNHN 1984.1082, 1984.1161, 1984.2087-2193*

Borneophrys edwardinae. – Malaisie: Sabah, FMNH 250931

Brachytarsophrys carinensis. – **KUHE 23946**. Chine: Sichuan, FMNH 250800 (série). Thaïlande: Chiang Mai, FMNH 175471-75, 175927, 176071, Phang Nga, Ramon Forest Park, MNHN 2000.2407 **[extension considérable vers le Sud de l'aire de répartition connue de l'espèce et du genre]**.

Brachytarsophrys feae. – Birmanie: Kakhien Hills, MNHN 1887.221, Mont Carin, MNHN 1893.528. Chine: Yunnan, FMNH 218909-10, 218925. Vietnam: Mao Son, MNHN 1948.121; Tam Dao, MNHN 1948.122.

Discoglossus pictus. – Espagne: MNHN 1988.7920-7921, Avila, Crespos, MNHN 1988.7985. France: Seine, Jardin des Plantes de Paris, **MNHN non catalogué**. Maroc: Route près de Tamorot, *MNHN 1985.5069-5084*, MNHN 1987.925-930.

Leptobrachella baluensis. – Malaisie: Sabah, *FMNH 250897-906, 250916, 250921-923, FMNH 244677* (série).

Leptobrachella mjobergi. – **KUHE 17126**. Indonésie: Sarawak, 3rd Division, Kapit District, Nanga Tekalit, FMNH 138122, 138127-128, 138138, 138140, 138143-144, 138147-148, 138150-151, 138156, 138164, 138166, 138168-169, 138171-172, 138176-177, 138182-183, 138187, 138190, 138194-195, 145537, 145540, 146270-271, Sarawak, 7th Division, FMNH 222727, 222751, 222763-73, 222806. Malaisie: Sabah, Kinabatangan District, *FMNH 77503-04*, Sabah, Mount Kina Balu, *FMNH 130861*.

Leptobrachella parva. – Malaisie: Sabah, FMNH 236732-236735, 236756, 236760, 236776, *FMNH 246067* (série).

Leptobrachella serasanae. – Indonésie: Sarawak, 7th Division, FMNH 222859-62

Leptobrachium (Leptobrachium) chapaense. – Thaïlande: Chiang Mai, FMNH 187439-41. Vietnam: Lao Cai Province, Sa Pa, MNHN 1938.89-92, 1948.117-120, 1997.5249-5257, Thanh Hoa Province, Ben En, **MNHN 1997.5249**, *MNHN 1998.494, 1998.5096-5097, 1998.5107, 1998.5118*.

Leptobrachium (Leptobrachium) hasseltii. – Philippines: Mindanao, FMNH 50919-23, 14893, Palawan, FMNH 51027-29

Leptobrachium (Leptobrachium) hendricksoni. – **KUHE 15696.** Indonésie: Sarawak, FMNH 148283 (série). Malaisie: Kuala Lumpur, MNHN 1973.19. Thaïlande: Trang Province, *MNHN 2000.8708-8708*.

Leptobrachium (Leptobrachium) montanum. – Malaisie: Sabah, Mount Kinabalu, *FMNH 233242-47*; Sipitang, **FMNH 241746**; Tawbunam, FMNH: 2417510 (série)

Leptobrachium (Leptobrachium) nigrops. – Indonésie: Sarawak, *FMNH 148237-42, 148256-64*

Leptobrachium (Leptobrachium) pullum. – Thaïlande: Chiang Mai, *FMNH 172661-62, 173973-80*; Phang Nga Province, *FMNH. 206820* (série), **MNHN 2000.2405**

Leptobrachium (Leptobrachium) smithi. – Thaïlande: Phang Nga Province, *MNHN 2000.8225*

Leptobrachium (Leptobrachium) sp. – Birmanie: Mont Carin, *MNHN 1981.3500-3512*. Vietnam: Annam, *MNHN 1989.3501, 1989.3504-3505, 1989.3507*.

Leptobrachium (Vibrissaphora) echinatum. – Vietnam: Lao Cai Province, Sa Pa, MNHN 1998.112-116, *MNHN 1998.8585-8701*, MNHN 1999.5657

Leptolalax (Lalax) bourreti. – Vietnam: MNHN 1937.93-95, 1996.8620, Lao Cai Province, Sa Pa, *MNHN 1998.8737, MNHN 1998.8774*, MNHN 1999.5659

Leptolalax (Lalax) heteropus. – Thaïlande: Phang Nga Province, **MNHN P972**

Leptolalax (Lalax) pelodytoides. – **KUHE 20043.** Birmanie: Carin Ghecu, MNHN 1893.519. Chine: Sichuan, Emei Shan, *FMNH 49589* (série). Vietnam: Nghe An, Con Cuong, FMNH 255679-681, 255686

Leptolalax (Leptolalax) dringi. – Malaisie: Sabah, Kota Maradu District, FMNH 235586-601

Leptolalax (Leptolalax) gracilis. – Malaisie: Sabah, Mount Kina Balu, MNHN 1898.284-287, Sarawak, 7th Division, FMNH 5641, 9170, 12542, 13819, FMNH 222663-687, *FMNH 244084-85*

Leptolalax (Leptolalax) pictus. – Malaisie: Sabah, FMNH 236650, 236584, 236595, 236598, 236624, 236653

Leptolalax sp. 1. – Vietnam: Ben En, Thanh Hoa Province, *MNHN 1998.6711-6713*

Leptolalax sp. 2. – **FMNH 18089**

Megophrys montana. – Indonésie: Java, MNHN 1211. Philippines: Mindanao, MNHN 4537, Palawan, MNHN 1881.102-103, 1889.350-352

Megophrys nasuta – INDONÉSIE: Java, MNHN 0001, Kalimantan, Haut Bahau, MNHN 1957.821 822 MALAISIE: Malaya, FMNH 185906-05, Sabah, Mount Kina Balu, FMNH 241900, Sabah, Sipitang, MNHN 1889 288-292, Sarawak, FMNH 139498. THAÏLANDE Yala, FMNH 175932, Phang Nga Province, *MNHN 1998.3555*

Ophryophryne microstoma VIETNAM Thanh Hoa Province, Ben En, MNHN 1997 5258-5259, *MNHN 1999 521-572*, **IEBR D280**, Vinh Phu Province, FMNH 254249-252.

Oreolalax pingii. – CHINE. Sichuan, FMNH 232922-29, *FMNH 50988* (série).

Oreolalax popei. – CHINE. Sichuan, FMNH 232953.

Oreolalax rhodostigmatus. – CHINE: Hunan, *MNHN 1993 5391*

Oreolalax schmidti. CHINE Sichuan, *FMNH 232938-944*, *FMNH 50989-90*, Sichuan, Emei Shan, *MNHN 1987 3854*

Pelobates cultripes. FRANCE: **MNHN non catalogué**, Drôme, *MNHN 1992 2588*

Pelobates fuscus ALLEMAGNE Rostock, MNHN 1010-1011 FRANCE Indre, *MNHN 1984.448* HONGRIE. Marécage de Kis, Lac Balaton, MNHN 1966 1112-1121 ITALIE Turin, MNHN 1900 107 ROUMANIE MNHN 1960 193-202, Jassy, MNHN 1961 356-359

Pelobates varaldii MAROC: Forêt de Marmora, MNHN 1960 204-216, Marais Samora, *MNHN 1959 15-16*

Pelodytes caucasicus – GÉORGIE: Canyon Borjomi, *MNHN 1994 5487-5498*

Pelodytes punctatus FRANCE Indre, environs d'Argenton sur-Creuse, MNHN 1980 1785-1787, Indre, La Mailleterie, MNHN 1988 6465-6468, Maine-et-Loire, Villemoiseau, **MNHN 2000.2401**, Nord-Pas-de-Calais, Boulogne-sur-Seine, *MNHN 1994 97-119*; Bretagne, *MNHN 1999 8098*

Scaphiopus hammondi. – USA: MNHN 4546, Arizona, Apache county, *FMNH 51729* (série), New York, Patchogue, MNHN 1960 8-9.

Scutiger (Aelurophryne) mammatus. CHINE: Sikang, *MNHN 1987 3852-3853*

Scutiger (Aelurophryne) bhutanensis. – BHOUTAN: NHMB 17550-51.

Scutiger (Scutiger) boulengeri CHINE Sichuan, Emei Shan, ASIZB non catalogué NÉPAL Muktinath, MNHN 1977.1146-1155

Scutiger (Scutiger) nepalensis NÉPAL Khaptar, MNHN 1974 1095-1098, 1989.3361-3362

Scutiger (Scutiger) nyingchiensis INDE: Cachemire, MNHN 1977 1070-1128.

Scutiger (Scutiger) sikimmensis. NÉPAL Sankhua Sabha District, Lower Kangla Khola, *MNHN 1994 6656 6661*, Lam Pokhari, *MNHN 1986 3096*, Mai Than, *MNHN 1986 2975*; Pungotanga, *MNHN 1977.1199-1233*; Salpa Pokhari, *MNHN 1977.1263-1283*

Spea bombifrons MEXIQUE Chihuahua, *MNHN 1960 1-2* USA. Oklahoma, Tillman county, *FMNH 75020* (série)

Spea couchii MEXIQUE MNHN 1897 398, Baja California, MNHN 1984 148-150, Nord Torreon, MNHN 2152 USA: Oklahoma, Jackson county, *FMNH 75021* (série).

Xenophrys aceras THAILANDE Khao Chong, MNHN 1987 2191, Trang Province, FMNH 216092-95

Xenophrys baluensis **FMNH 18078.7.**

Xenophrys brachykolos. – CHINE: Hong Kong, FMNH 256939-40, MNHN 8846.

Xenophrys jingdongensis. – VIETNAM: Lao Cai Province, Sa Pa, **MNHN 1999.5687**.

Xenophrys lateralis LAOS. Khammouane, FMNH 256440 441 THAILANDE Doi Inthanon, MNHN 1987 2182-2186 VIETNAM Lao Cai Province, Sa Pa, MNHN 1937 96-97, MNHN 1938 98 99, 8179-8180

Xenophrys minor THAÏLANDE Chiang Mai, FMNH 213944-45, *FMNH 49587* (série) VIETNAM Lao Cai Province, Sa Pa, **MNHN 1999.5717**.

Xenophrys omeimontis – CHINE: Sichuan, FMNH 232867-77, *FMNH 250797* (série).

Xenophrys palpebralespinosa – VIETNAM: Vinh Phu Province, *FMNH 254036*

Xenophrys parva BIRMANIE Mont Carin, *MNHN 1893 517-518* NÉPAL Godavari *MNHN 1976 714-730*, Dzong, *MNHN 1981.459-462*; Namdu Khola & Rakshe, *MNHN 1986 3843-3846*

Xenophrys shapingensis. – CHINE. Sikang, Xichang, FMNH 218924

Xenophrys sp. – THAILANDE: Phang Nga, **MNHN P975**, *MNHN 1998.9170-9171*.

Alytes, 2006, **24** (1-4): 22-39.

Rana khare (Kiyasetuo & Khare, 1986): present distribution, redescription of holotype and morphology of adults and tadpoles

Meren Ao*, Sabitry Bordoloi**,
Annemarie Ohler*** & Stéphane Grosjean***

* Kohima Science College, Jotsoma, Kohima 797002, Nagaland, India
** Resource Management and Environment Division,
Institute of Advanced Study in Science and Technology,
Paschim Boragaon, Guwahati 781035, Assam, India
*** Museum National d'Histoire Naturelle, Departement de Systematique et Evolution,
USM 602 Taxinomie et Collection, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

The holotype of *Rana khare* is redescribed. Tadpole and adult female specimens are described with standard methodology and measurements are given. The external morphology and buccal structures of tadpoles are described. The presence of lateral dermal flap is a secondary male character as it is absent in females. Comparison of adult morphology with other ranine groups shows *Pterorana* to be a member of the genus *Rana* sensu Dubois (1992), close to *Sylvirana* but with generalized larval characters which do not allow precise allocation. Presence of dermal flap in other ranid frogs and function of these structures are discussed.

Introduction

In 1986, Kiyasetuo & Khare described a new frog from Nagaland, north-east India, and erected for it a particular genus, *Pterorana*, because of the presence of well-developed dermal flaps on sides of body and on thighs. Dubois (1992) considered this genus to be a subgenus of *Rana*. Frost et al. (2006) did not study *Pterorana* but considered it as a valid genus. As only male specimens have been collected from various parts of north-east India, the female and tadpole morphology remained unknown.

We here give for the first time details on distribution, redescription of holotype, morphology of male and female adults and of tadpole, and data on reproduction of this poorly known species.

MATERIAL AND METHOD

ABBREVIATIONS

Collections

KSC. – Kohima Science College Museum, Kohima, Nagaland, India.
ZSI. – Zoological Survey of India, Kolkota, West Bengal, India

Measurements

SVL, snout-vent length.

Head HW, head width HL, head length, from back of mandible to tip of snout MN, distance from back of mandible to nostril MFE, distance from back of mandible to front of eye. MBE, distance from back of mandible to back of eye. IFE, distance between front of eyes. IBE, distance between back of eyes. IN, inter-narial distance. EN, distance from front of eye to he nostril EL, eye length NS, distance from nostril to tip of snout SL, distance from front of eye to tip of snout TYD, greatest tympanum diameter TYE, distance from tympanum to back of eye. IUE, minimum distance between upper eyelids. UEW, maximum width of inter upper eyelid

Forelimbs HAL, hand length, from base of outer palmar tubercle to tip of toe. FLL, forelimb length, from elbow to base of outer tubercle. TFL, third finger length, from base of first subarticular tubercle. fd1 to 4, finger dilatation width for fingers I to IV fw1 to 4, finger width for fingers I to IV HGL, humeral gland length

Hindlimbs FL, femur length, from vent to knee. TL, tibia length FOL, foot length, from base of inner metatarsal tubercle to tip of toe FTL, fourth toe length, from base of first subarticular tubercle td1 to 5, toe dilatation width for toes I to V tw1 to 5, toe width for toes I to V. IMT, length of inner metatarsal tubercle. ITL, inner toe length.

Webbing MTTF, distance from distal edge of metatarsal tubercle to maximum incurvation of web between third and fourth toe TFTF, distance from maximum incurvation of web between third and fourth toe to tip of fourth toe MTFF, distance from distal edge of metatarsal tubercle to maximum incurvation of web between fourth and fifth toe. FFTF, distance from maximum incurvation of web between fourth and fifth toe to tip of fourth toe. WTF, webbing between third and fourth toe (from base of first subarticular tubercle) WFF, webbing between fourth and fifth toe (from base of first subarticular tubercle) WI, webbing between third and fourth toe when folded along fourth toe (from base of first subarticular tubercle) WII, webbing between fouth and fifth toe when folded along fourth toe (from base of first subarticular tubercle)

SPECIMENS STUDIED

KSC 100-102 (adult ♂) and KSC 115 (adult ♀), Jokhoma river (26°06'N, 92°02'E; alt 1600 m); KSC 103-105 (adult ♂) and KSC 116-117 (adult ♀), Rokhroma stream (26°25'N, 94°07'E; alt 1440 m), KSC 106-108 (adult ♂) and KSC 118-119 (adult ♀), Tsureng stream (26°05'N, 94°05'E, alt. 1050 m); KSC 109-112 (adult ♂) and KSC 113-114 (adult ♀), Japu stream (26°04'N, 94°05'E, alt 1080 m); KSC 051-072, tadpoles from Japu and Tsureng streams.

METHODOLOGY

Amplecting pairs were collected in the field and eggs obtained in the laboratory for further study of development Adult males and females were preserved in 8 commercial

formaldehyde solution and tadpoles were preserved in 10 % commercial formaldehyde solution. A series of 25 tadpoles at stage 38 (Gosner, 1960) was used for description. Holotype and paratype were described by A.O. in ZSI in Kolkota using standard methods. Morphological terminology of tadpole follows Altig & McDiarmid (1999), keratodont row formula (KRF) follows Dubois (1995) and developmental stages were determined according to Gosner (1960). Terminology of bucco-pharyngeal features of tadpoles follows Wassersug (1976), preparation for SEM examination comprised dehydration (ethanol), critical-point-drying (liquid carbon dioxide) and gold sputter surface coating. Tadpole and adult measurements were taken with a dial vernier caliper according to the methodologies of Grosjean (2006), Ohler (1996) and Ohler et al. (2002), respectively.

Mean, standard deviation, minimum and maximum were obtained for all variables on a personal computer using SPSS program. Non-parametric statistics (Mann-Whitney *U* test) were applied to compare males and females.

Results

Distributional record

Two adult males of this species were first collected from Sanuoru and Rukhroma waterfalls (26°25'N, 94°07'E, alt. 1400-1440 m) in Kohima district of Nagaland, India and described by Kiyasetuo & Khare (1986) respectively as the holotype (ZSI A.9095) and paratype (ZSI A.9097) of a new species (Chanda et al., 2000). Since the original description of the species in 1986, male specimens have been reported from various parts of north-east India: Arunachal Pradesh (Chanda, 1994, Power & Birand, 2001), Nagaland (Ao et al., 2003); bank of river Tiwang, Sairang (23°36'N, 93°00'E; alt. 2000-2500 m), 21 km from Aizawl, Mizoram (Dey & Ramanujam, 2003), and Dhaleswari river, Bairabi, Mizoram (Sen & Mathew, 2003). Ao et al. (2003) gave the range extension in Nagaland as Rukhroma (alt. 1440 m) and Jokhoma (alt. 1600 m). During the present survey, amplecting pairs were recorded from Jokhoma river (alt. 1600 m), Rokhroma stream (alt. 1440 m), Tsureng stream (alt. 1050 m) and Japu stream (alt. 1080 m).

Description of holotype

ZSI A.9095, adult ♂ (fig. 1). Sanuoru River, Kohima, Nagaland, India.

Size and general aspect. – (1) Specimen of moderate size (SVL 50.5 mm), body moderately robust.

Head. – (2) Head moderate, longer (HL 19.1 mm) than wide (HW 17.9 mm; MN 15.9 mm; MFE 11.5 mm, MBE 6.2 mm), flat. (3) Snout rounded, slightly protruding, its length (SL 8.35 mm) longer than horizontal diameter of eye (EL 5.65 mm). (4) Canthus rostralis rounded, loreal region concave; rectangular in cross section. (5) Interorbital space

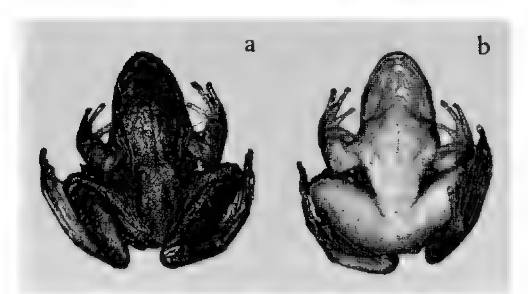


Fig 1. Holotype of *Pterorana khare* Kiyasetuo & Khare, 1986, ZSI A9095, adult male, SVL 50 5 mm: (a) dorsal view; (b) ventral view

flat, less broad (IUE 4 53 mm) than upper eyelid (UEW 5.09 mm) and than internarial distance (IN 5.81 mm), distance between front of eyes (IFE 9.7 mm) about three fourth of distance between back of eyes (IBE 13.6 mm) (6) Nostrils oval, with small flap of skin laterally, closer to eye (EN 3.66 mm) than to tip of snout (NS 4 30 mm) (7) Pupil not observable (in preservative). (8) Tympanum (TYD 2 78 mm) distinct, oval, oblique, less than half eye length, tympanum-eye distance (TYE 2.63 mm) about its diameter. (9) Pineal ocellus absent. (10) Vomerine ridge present, without teeth; ridge between choanae, with an angle of 45° relative to body axis, less close to choanae than from each other, as long as distance between them (11) Tongue small, spatulate, emarginate; median lingual process absent. Tooth-like projection on maxilla absent. (12) Supratympanic fold absent.

Forelimbs (13) Arm short, fore-arm (FLL 12.0 mm), shorter than hand (HAL 14.4 mm), enlarged. (14) Fingers I and II short, thin, fingers III and IV long, thin (TFL 8 03 mm) (15) Relative length, shortest to longest II < I < IV < III. (16) Tips of fingers I to IV pointed, enlarged, with latero-ventral grooves, scarcely wide (fd1 1 40 mm, fw1 1.20 mm; fd2 1.40 mm, fw2 0 93 mm, fd3 1 55 mm, fw3 0 93 mm, fd4 1 44 mm, fw4 1 05 mm) (17) Finger II with dermal fringe, webbing absent. (18) Subarticular tubercles distinct, rounded, single, all present. (19) Prepollex oval distinct, two, oval, flat palmar tubercles, supernumerary tubercles on base of fingers I to IV, distinct

Hindlimbs – (20) Shanks four times longer (TL 30 3 mm) than wide (TW 7.7 mm), longer than thigh (FL 27.4 mm) and distance from base of internal metatarsal tubercle to tip of toe IV (FOL 29 2 mm) (21) Toes long, thin, toe IV (FTL 16 0 mm) longer than third of distance from base of tarsus to tip of toe IV (TFOL 42 4 mm). (22) Relative length of toes, shortest to longest: I < II < V – III < IV (23) Tips of toes pointed, enlarged, with latero-ventral grooves,

rather wide (td1 1.40 mm, tw1 0.78 mm; td2 1.79 mm, tw2 0.85 mm, td3 1.98 mm, tw3 0.85 mm, td4 1.1.86 mm, tw4 0.85 mm; td5 1.59 mm, tw5 0.78 mm) (24) Webbing complete: I 0 0 III 0 0 IV 0 0 V (WTF 9.9 mm; WFF 10.5 mm; WI 9.4 mm; WII 9 0 mm; MTTF 18 2 mm; MTFF 20 4 mm; FTFT 8 0 mm, FFTF 8.8 mm) (25) Dermal ridge along toe V present, from tip of toe to half metatarsus, poorly developed. (26) Subarticular tubercles prominent, oval, simple, all present. (27) Inner metatarsal tubercle short, slightly prominent, its length (IMT 1.51 mm) 2.6 times in length of toe I (ITL 3 99 mm) (28) Tarsal fold absent. (29) Outer metatarsal tubercle rounded, distinct; supernumerary tubercles and tarsal tubercle absent.

Skin. (30) Dorsal and lateral parts of head and body snout, between eyes and side of head granular; back shagreened; flank with glandular warts and skin extended forming lateral flaps. (31) Cephalic ridges absent (32) Dorsolateral folds prominent, rather wide, from eye to vent; "Fejervaryan" line absent (Dubois & Ohler, 2000); lateral line system absent (33) Dorsal parts of limbs shagreened. (34) Ventral parts of head, body and limbs. throat with indistinct glandular warts; chest and upper belly smooth; posterior part of belly with indistinct glandular warts; thigh with treefrog belly skin. (35) Macroglands rictal gland and oval humeral gland dorsal to insertion of arm.

Coloration in alcohol (36) Dorsal and lateral parts of head and body. dorsal parts of head and body dark brown, flank blackish brown, loreal region, tympanic region and tympanum dark brown, upper lip dark brown with small white spots; latero-dorsal folds dark brown. (37) Dorsal parts of limbs: dark brown with narrow blackish brown bands; posterior part of thigh dark brown with brown and black spots and a blackish brown zone near vent. (38) Ventral parts of head, body and limbs. throat, its margin and chest light brown, belly yellowish brown, thigh yellowish brown with dark brown marbelling; webbing dark brown with light marbellings.

Male secondary sexual characters. - (39) Nuptial pad on prepollex and finger I, with small numerous, light yellow spines, forming unique oval patch. (40) Vocal sacs absent

Comment. Chanda (1994) gave description and drawing of *Pterorana khare* but did not indicate if it is the holotype. He stated that the two type specimens are females, but they are without doubt adult males.

Description of adult males (fig. 2a-b)

For this study thirteen adult males were measured and scored for characters. Measurements are given in table 1. Here we indicate morphological characters different from those of the male holotype.

Head Moderate, wider than long in 6 of 13 individuals, longer than wide in 7 of them (HW 16 0-20 9 mm, HL 16.8-21.9 mm) Canthus rostralis sharp. Interorbital space (IUE 4.1-5 5 mm) smaller than upper eyelid (UEW 5 0-5 32 mm) in 4 of 13 males, but larger than upper eyelid in 9 of them Tongue large, highly notched Supra-tympanic fold prominent, from anterior part of tympanum to anterior part of shoulder, continuous with lateral skin fold

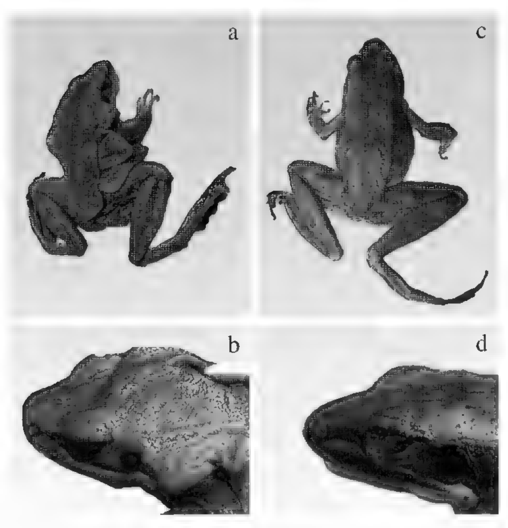


Fig. 2. – *Rana khare* (Kiyasetuo & Khare, 1986). (a) Dorsolateral view and (b) lateral view of head of an adult male KSC 107 (SVL 48.9 mm) from Jokhoma river. (c) Dorsolateral view and (d) lateral view of head of a female KSC 117 (SVL 53.3 mm), same locality.

Forelimbs. Relative length of fingers: II<IV<I<III. Tips of fingers rounded with lateroventral grooves. Subarticular tubercles prominent.

Hindlimbs. Shank (TL 26.2-32.4 mm) shorter than thigh (FL 26.3-32.5 mm) and foot (FOL 27.8-33.9 mm) in all specimens. Relative length of toes: I<II<III<V<IV. Tip of toes rounded with lateroventral grooves. Dermal fringe along toe V absent. Subarticular tubercles prominent, rounded.

Table 1. – Measurements of adult males and adult females (in millimeters). Mean values and standard deviation are given in upper line, minimum and maximum values in lower line. Measurements of males and females are statistically compared using Mann Whitney *U* test. Significance levels: * $P < 0.05$, ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$.

Measurement	Males $n = 13$	Females $n = 7$	U test
SVL	52.2 ± 4.72 (45.4-60.5)	58.3 ± 5.18 (51.6-65.2)	$U = 19.5$ $P = 0.037$ *
HW	19.2 ± 1.70 (16.0-20.9)	18.9 ± 1.75 (16.05-21.0)	$U = 42.0$ $P = 0.817$
HL	19.2 ± 1.83 (16.8-21.9)	20.8 ± 1.56 (18.4-22.7)	$U = 21.0$ $P = 0.056$
MN	15.9 ± 1.61 (12.8-18.6)	17.2 ± 1.56 (15.0-19.0)	$U = 26.0$ $P = 0.135$
MFE	11.3 ± 1.11 (9.8-13.4)	12.8 ± 1.25 (11.1-14.6)	$U = 18.0$ $P = 0.030$ *
MBE	5.79 ± 0.36 (5.4-6.8)	7.01 ± 0.91 (5.95-8.05)	$U = 5.0$ $P = 0.000$ ***
IFE	7.28 ± 1.40 (5.9-9.45)	7.6 ± 0.79 (6.3-8.8)	$U = 34.5$ $P = 0.393$
IBE	10.4 ± 1.06 (8.45-11.6)	10.3 ± 0.86 (9.5-11.8)	$U = 35.0$ $P = 0.438$
IN	6.09 ± 1.55 (4.45-10.7)	5.89 ± 0.75 (4.8-6.8)	$U = 43.0$ $P = 0.877$
EN	4.41 ± 0.73 (3.4-6.1)	4.77 ± 0.65 (4.0-5.85)	$U = 33.0$ $P = 0.35$
EL	5.84 ± 0.56 (4.8-7.05)	6.28 ± 0.67 (5.4-7.1)	$U = 25.5$ $P = 0.115$
SL	8.34 ± 0.87 (7.05-10.2)	9.06 ± 1.10 (7.55-10.6)	$U = 28.0$ $P = 0.183$
NS	4.14 ± 0.65 (3.05-4.9)	4.35 ± 0.49 (3.7-5.1)	$U = 39.5$ $P = 0.643$
TYD	2.98 ± 0.28 (2.5-3.6)	3.46 ± 0.70 (2.5-4.4)	$U = 26.0$ $P = 0.135$
TYE	1.92 ± 0.40 (1.45-2.9)	2.27 ± 0.43 (1.8-2.8)	$U = 22.5$ $P = 0.067$
IUE	4.87 ± 0.44 (4.1-5.5)	5.07 ± 0.73 (4.1-5.95)	$U = 39.0$ $P = 0.643$
UEW	5.14 ± 0.12 (5.0-5.32)	5.38 ± 0.22 (5.12-5.6)	$U = 19.0$ $P = 0.320$
FLL	12.5 ± 1.58 (9.35-14.3)	12.8 ± 1.29 (11.5-14.2)	$U = 44.0$ $P = 0.938$
HAL	12.7 ± 1.80 (9.7-15.6)	14.5 ± 1.27 (12.5-16.2)	$U = 16.0$ $P = 0.019$ *
TFL	8.00 ± 0.59 (7.25-9.15)	8.4 ± 0.71 (7.5-9.4)	$U = 29.5$ $P = 0.211$
TL	29.0 ± 2.00 (26.2-32.4)	33.2 ± 2.51 (30.4-36.5)	$U = 6.5$ $P = 0.001$ ***
FOL	30.9 ± 1.85 (27.8-33.9)	31.6 ± 1.92 (29.3-34.5)	$U = 36.5$ $P = 0.485$
FTL	18.0 ± 1.39 (16.2-20.3)	18.6 ± 1.83 (16.2-21.3)	$U = 36.5$ $P = 0.485$
IMT	2.30 ± 0.29 (1.9-2.76)	2.4 ± 0.28 (2.1-2.8)	$U = 36.5$ $P = 0.485$
ITL	5.1 ± 0.45 (4.3-6.0)	7.49 ± 1.50 (5.1-9.0)	$U = 5.0$ $P = 0.000$ ***
FL	29.8 ± 2.075 (26.3-32.5)	31.0 ± 1.98 (28.05-33.2)	$U = 29.0$ $P = 0.211$

Skin. Dorsal and lateral parts of head granular. Back and upper part of flank granular with loose skin. Lower part of flank glandular with excessively developed skin forming laterally extended folded appendices. Dorsolateral folds present, prominent and narrow. Skin on dorsal forelimb granular and that of thigh granular with excessive foldings. Dorsal skin of leg granular, dorsal part of tarsus smooth. Throat and chest smooth, belly smooth with foldings. Ventral part of thigh with membranous vascularised foldings.

Coloration in life. Dorsal and lateral parts of head and body slate colored. Loreal region dark grey, tympanum and tympanic region dark brown. Upper lip light grey. Lower surface of limb and body creamy white. Webbing dark brown. Extended flaps of skin slate colored without any markings.

Secondary sexual characters. – Nuptial spines granular, transparent on prepollex and finger I, forming unique pad. Vocal sacs absent. Forearm enlarged. Humeral gland on upper arm, oval, twice as long (HGL 6.5 mm) as large. Expanded membranous fold from base of humerus to groin and from vent to thigh (fig. 1a).

DESCRIPTION OF ADULT FEMALES (fig. 2c-d)

As females never have been mentioned or described, we give here a detailed description of external morphology. This description is based on seven adult females collected in amplexus in Japu stream, Jokhoma river, Rokhroma stream and Tsureng stream. Measurements are given in table 1.

Head and body. – Moderate-sized frogs (SVL 51.6-65.2 mm), body elongated. Head moderate, longer (HL 18.4-22.7 mm) than wide (HW 16.1-21.0 mm) and flat above. Snout oval, protruding and longer (SL 7.55-10.6 mm) than horizontal diameter of eye (EL 5.4-7.1 mm). Canthus rostralis sharp, loreal region concave. Interorbital space flat (IUE 4.1-5.95 mm), width about equal to upper eyelid (UEW 5.12-5.6 mm) and internarial distance (IN 4.8-6.8 mm). Distance between front of eyes (IFE 6.3-8.8 mm) smaller than distance between back of eyes (IBE 9.5-11.8 mm). Nostrils round, nostrils as close to tip of snout (NS 3.7-5.1 mm) as to eye (EN 4.0-5.85 mm). Pupil rounded. Tympanum (TYD 2.5-4.4 mm) rounded. Pineal ocellus absent. Vomerine ridge present, vomerine teeth small in oblique series. Tongue large, deeply notched. Tooth-like projections on mandibles absent. Supratympanic fold prominent, from posterior region of eye to anterior part of shoulder.

Forelimbs. Forearm (FLL 11.5-14.2 mm) shorter than hand (HAL 12.5-16.2 mm), not enlarged. Relative length of fingers II<IV<I<III. Tips of fingers rounded with latero-ventral grooves; finger II with dermal fringe on inner side, webbing absent. Subarticular tubercles prominent and rounded. Prepollex oval, distinct, two oval palmar tubercles.

Hindlimbs. Shank five times longer (TL 30.4-36.5 mm) than wide, thigh (FL 28.1-33.2 mm) shorter than foot (FOL 29.3-34.5 mm), fourth toe length (FTL 16.2-21.3 mm) longer than third of distance from base of inner metatarsal tubercle to tip of toe IV (TFOL 43.5-51.0 mm). Relative length of toes I<II<III<V<IV. Tip of toes rounded, with latero-ventral grooves. Webbing present, complete. Dermal fringe along toe V absent. Subarticular tubercles prominent, rounded. Inner metatarsal tubercles distinct, oval. Tarsal fold absent. Outer

metatarsal tubercle smaller than inner metatarsal tubercle but distinct; supernumerary tubercles and tarsal tubercles absent

Skin – Snout smooth, granular between eyes; side of head smooth. Posterior part of back and upper and lower part of flank granular. Dorsolateral fold prominent and narrow. No lateral line or "Fejervaryan" line. Dorsal parts of forelimb, thigh, leg and tarsus smooth. Ventral parts of throat, chest, belly and thigh smooth

Coloration in life – Dorsal surface of body slate to dark brown. Ventral part of body creamy white. Posterior part of thigh with dark networking

Oocytes – Large (1.8 mm diameter), animal pole pigmented light brown and vegetal pole whitish, distinctly visible through skin.

Comparison of sexes

Table 1 provides statistical comparison of measurements between series of adults of both sexes. Females have a more elongated general body shape than males. In all females, head is longer than wide, but there is no significant difference in head width between the two sexes. The head of females is significantly longer than that of males. Males have enlarged forearms. From the measurements the males are significantly smaller than females, but females have longer tibia and longer inner toe. Females also have significantly more distant eyes as measured by MFE and MBE.

These differences are rather meager compared to the morphological differentiation due to the skin flaps on lateral body and hind legs. The supratympanic folds are embedded into the lateral skin extensions in males, but form a distinct structure in females. Males have more granular skin in particular on the snout and side of the head and on the legs. Granular skin on ventral thigh is only present in males. Coloration of back and vent is quite similar in both sexes, but females can be somehow more brownish

In males, a distinct gland is present dorsally to arm insertion. There is no such gland in females. Homology to the glands present in males of other ranid groups remains to be studied. In *Pterorana*, position of the gland is different from *Sylvirana*, where the gland is slightly ventral relative to insertion of upper arm, but also from *Nidirana*, where the gland is on flank posterior to arm insertion. The gland in *Pterorana* might be homologous to posterior portion of rictal gland, but enlarged.

Spawning behaviour

This aquatic frog prefers swift flowing water bodies with rocky bottom and boulders or pebbles. Sometimes specimens are found in small groups of 4-5 whenever a pool is present in the swift stream

Breeding season is between October and November. Males then emit a weak call. Each female lays eggs in shallow water (60-120 mm depth) with its body towards the periphery to avoid the main water current. The jelly mass contains 700-900 eggs. The clutches are attached

to dead leaves, twigs or grass. The male remains near the breeding site in shallow water under the debris throughout the breeding season whereas the female leaves the place soon after laying the eggs. Parental care by the male was not observed. The extended flaps of skin of the male show high vascularisation that might help in respiration during the period the males remain in the breeding site in water

Eggs were obtained from parents taken from the field and reared in laboratory. Each container held 15 larvae which were fed with detritus and algae. Table 2 summarizes temporal succession of development. Under laboratory condition (12-21°C water temperature), embryonic development from egg laying to hatching of larvae takes about five days. At this temperature, completion of larval cycle requires 70 days.

DESCRIPTION OF TADPOLES (fig. 3-4)

Head and body – Head and body oval (fig. 3a-b). Snout slightly rounded. Total length 25-35 mm. Nostrils rounded and open antero-dorsally. Eyes in dorsolateral position. Spiracle single and sinistral. Spiracle opening round and constricted, directed dorso-posteriorly. Vent medial. Four coils of intestine visible through skin.

Oral disc – Oral disc (fig. 3c) in subterminal position, emarginate, its width 2.0-2.3 mm. A single row of marginal papillae with a rostral gap of 0.7-0.9 mm. Upper jaw sheath entirely keratinized with lateral inflexions, serrated along entire margin, wider than lower jaw sheath, lower jaw sheath wider than deep and serrated along margin; serrations longer than wide. Figure 3d shows individual keratodont. Two rows of keratodonts on upper labium, second row interrupted by a gap of 0.4 mm and three rows of keratodonts of equal length on lower labium, inner row interrupted by a very narrow gap. KRF: 1:1+1/1+1:2.

Mouthparts. – See table 3.

Buccal floor (fig. 4a) – Buccal floor diamond-shaped, larger than long. Prelingual arena trapezoid, infralabial papillae not visible. Tongue anlage square, bearing four lingual papillae of similar size aligned on a transverse row. Buccal floor arena non-existent, no buccal floor arena papillae present, interior smooth. Buccal pockets placed very high in the buccal floor, straight and narrow, oriented almost transversally; much closer to tongue anlage than to the medial end of the ventral velum (anterior part of the left buccal pocket at the level of the tongue anlage, may be an artefact); prepocket papillae absent. Ventral velum continuous, with spicular support, its margin slightly wavy with 14 projections, one above filter plate one, two above filter plate two and height close from each other in the medial part; medial notch not evident, glottis not visible. Branchial baskets almost straight, wider than long, three gill chamber on each side; filter ruffles with tertiary folds.

Buccal roof (fig. 4b). – Prenarial arena large and oval; prenarial ridge composed of several small elements arranged in arc of a circle, few pustules dispersed within the prenarial arena. Choanae slightly oblique, oriented slightly posteromedially. Prenarial papillae slim and slightly pustulose, rising from the external half of the anterior narial wall, directed anteriorly, narial valve relatively high and smooth. Two pairs of postnarial papillae, the medial one large and pustulose, the lateral one very close to the median pair, much smaller and pointed. Medial ridge wider than high, in crescent with its free edge jagged. Lateral ridge papillae far on the

Table 2. Temporal succession of larval developmental stages in *Rana khare* under laboratory conditions. Time measured from moment of egg laying is given in hours.

Stage	Time of completion
Late blastula stage (stage 9)	12-13 h
Small yolk plug stage (stage 12)	29-31 h
Closing of neural fold (stage 15)	41-43 h
Muscular response stage (stage 18)	63-65 h
Hatching (stage 21)	112-115 h
Opercular fold (stages 24-25)	160-168 h
Hindlimb bud (stages 26-30)	380-390 h
Margin of 5th toe directed towards prehallux (stage 38)	1180-1200 h
Forelimbs emerged (stage 42)	1490-1520 h
Metamorphosis (stages 43-46)	1600-1680 h

Table 3 – Measurements (in millimeters) of a sample of 22 tadpoles (Gosner's stage 38)

Measurements	Range	Mean ± standard deviation
Total length	25-35	31 ± 3 08
Body length	7-15	11 ± 2 25
Inter-narial distance	1-3	2 ± 0.58
Inter-ocular distance	1-4	2 5 ± 0 83
Snout to spiracle	5-10	7.5 ± 1 33
Snout to nare	1-3	2 ± 0 54
Snout to eye	2-6	4 ± 1 11
Tail length	17-23	20 ± 1.65
Tail height	2-8	5 ± 1 57
Diameter of tail muscle	2-4	3 ± 0 54
Head width	2 6	4 ± 1 09
Head height	2-4	3 ± 0 59
Eye diameter	0.5-1.5	1 ± 0.29

lateral edges of the buccal roof, small, pustulose at end and oriented transversally Buccal roof arena long, occupied by a smooth rectangular prominence, arena delimited by at least three buccal roof papillae (visible on the left side) Glandular zone wide, continues across the buccal roof Margin and posterior part of the dorsal velum pustulose, lateral part of velum curved anteriorly, medial part of the dorsal velum not observed.

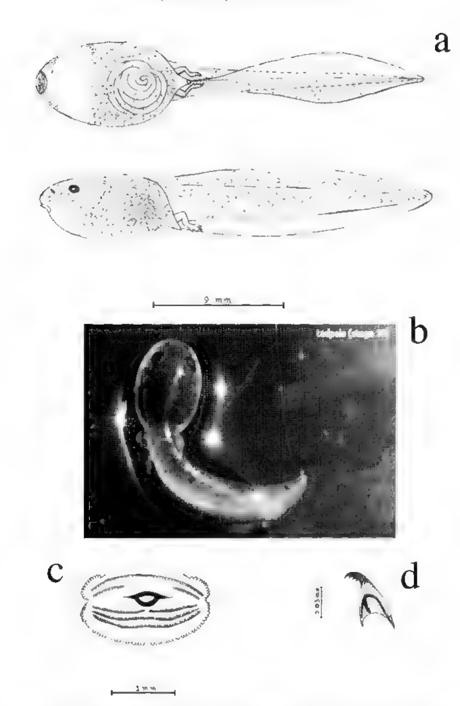


Fig 3 *Rana khare* (Kiyasetuo & Khare, 1986). (a) Ventral and lateral view of a tadpole at stage 38 (b) Alive tadpole at stage 38 (c) Oral disc of a tadpole at stage 38 (d) Keratodont

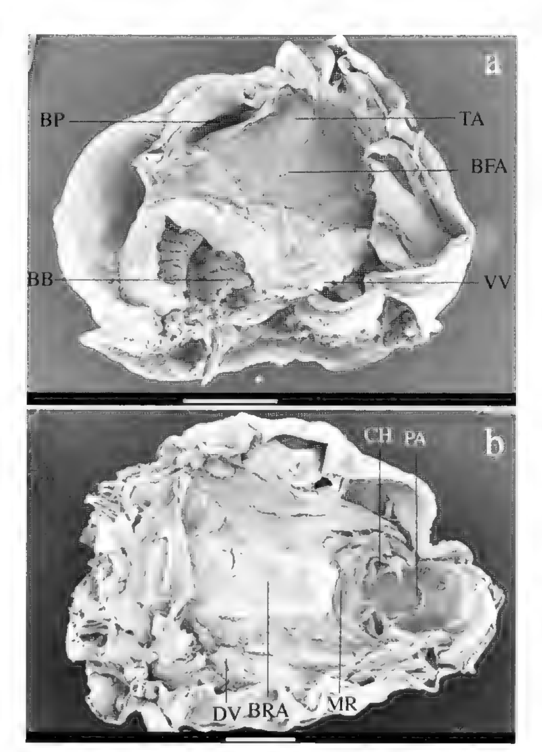


Fig. 4. — *Rana khare* (Kiyasetuo & Khare, 1986). (a) Buccal floor of a tadpole at stage 38. (b) Buccal roof of a tadpole at stage 38. Scale bar, 1 mm. BB, branchial basket; BFA, buccal floor arena; BP, buccal pocket; BRA, buccal roof arena; CH, choana; DV, dorsal velum; MR, medial ridge; PA, prenarial arena; TA, tongue anlage; VV, ventral velum.

DISCUSSION

MORPHOLOGY

KIYASETUO & KHARE (1986) gave a combined description and mean measurements for the holotype and the paratype which are rather different in size (given as 53 mm for the holotype and 62 mm for the paratype). Above we provide a standard description of the holotype including its measurements. The morphological description fits quite well. We add here some details concerning structure of skin, coloration pattern and description of macroglands. Some differences (like relative length of fingers) may be due to observer interpretation for subequal values. Thus details of morphology and measurements of *Rana khare* holotype are now more largely available.

The differences observed between the holotype and the other specimens of the present study are of two origins: different observers and different observation time (e.g., differences in estimation of development of tubercles; skin structures), and different state of conservation of the specimens (e.g., shape of tips of fingers and toes). There is some variation in the studied samples of males and females in structures like head shape or proportions of hind legs. The characters of the holotype fall within the given ranges.

As sexual dimorphism is very conspicuous, the female might have been misidentified in earlier collections. The detailed description of females may help to allocate collection specimens.

Rana khare shows the morphology of a stream frog, having complete webbing and long legs (505-591 per thousands of SVL). It has morphological characters of the genus *Rana* sensu DUBOIS (1992) such as dorsolateral folds and toe pads with latero-ventral grooves. Such a morphology is consistent with the habitat indications given by KIYASETUO & KHARE (1986).

Tadpoles are characterized by a KRF basic for the epifamily Ranoidia (sensu DUBOIS, 2005) and a generalized morphology. They do not bear any character related to an adaptation to swift water, such as numerous rows of keratodonts, several rows of marginal papillae, strong caudal muscle or reduced fins (ALTIG & JOHNSTON, 1989). On the contrary, they bear typical characters of still water living tadpoles. This agrees with their microhabitat, as they are found in shallow standing water on the side of the main stream to avoid fast water current. Breeding takes place in late monsoon when the water current is slow. The structures present within the buccopharyngeal cavity are relatively reduced: on the buccal floor the infralabial papillae are absent or reduced, the prepocket and the buccal floor papillae are absent, on the buccal roof the postnarial papillae, the lateral ridge papillae, the median ridge and the buccal roof arena papillae are also reduced. The reduction of the structures is generally associated either with a strict suspension-feeding behaviour (like in the Microhylidae, WASSERSUG, 1980) or with a diet including large pieces of food (as in the genera *Hoplobatrachus* or *Amolops*; WASSERSUG, 1980; GROSJEAN et al., 2004). Torrents, the habitat of *Rana khare*, are often poor in suspensions or phytoplankton as the current carries the latter rapidly away after formation. We could assume that this species feeds on rather large particles in rasping the submerged macrophytes or the epilithic film of protists or algae, but it has no oral features associated to

that diet. Nevertheless the well-developed glandular zone of the buccal roof is efficient to collect particles of all sizes and the well-developed filter ruffles must be able to collect fine particles.

Some features of the buccal cavity such as the anterior position of the buccal pockets and the prominence of the buccal roof arena are particular to this species. On the other hand, the prenarial ridge resembles that of the species of the subgenus *Rana (Sylvirana)* (Grosjean, 2004).

The data on adult and tadpole morphology lead us to review the systematic position proposed by Dubois (1992) based on adult morphological features. He placed *Pterorana* as a subgenus of *Rana* in the *Hylarana* section. As *Pterorana* have humeral glands they should be in his *Hydrophylax* subsection. It is clearly not a *Sylvirana* as it lacks the beard-like papillae on lower lip of larvae, which are an apomorphic character for *Sylvirana* + *Hylarana* (Grosjean, 2004). It is also particular by the absence of vocal sacs in males which are present in all species of *Sylvirana* and *Humerana*. The long legs and complete webbing are shared by stream living frogs, such as the species of the *Odorrana* group. In *Sylvirana*, legs are shorter in most species and webbing is never complete (Ohler, unpublished data). *Pterorana khare* shows a unique combination of characters for frogs of the genus *Rana* so it should be maintained as a subgenus of this genus. For proper allocation, study of more data, in particular molecular analysis will be needed.

Considering the proposals for ranid classification by Frost et al. (2006), it is very difficult to make decisions in their sense as no morphological diagnosis were given for the genera retained. On the presence of the fleshy folds on flanks and thigh, considered as unique in ranids (but see below), Frost et al. (2006) recognized *Pterorana* as a distinct genus. As long as there are no more data, linked to morphological studies, available on relationships in ranids, we cannot follow these conclusions.

Secondary sexual characters

Females of *Rana khare* exhibit a quite "normal" ranid shape with smooth skin and dorsolateral folds. Sexual characters do not only concern nuptial spines but also skin granulation and presence of dermal extensions on flanks and thighs. Like in most ranids, females are slightly larger and have longer tibia. *Rana khare* is one of the species where adult males have no vocal sac, a situation which is known in other frogs like *Polypedates mutus* (Smith, 1940) (personal observations), *Chaparana liebigii* (Günther, 1860) (Dubois, 1976) or *Limnonectes blythii* (Boulenger, 1920) (Matsui, 1995). These species emit calls and are not mute, as specific names like *mutus* would insinuate.

The presence of enlarged lateral skin in the males may be compared to similar structures observed in other ranid frogs of Eurasia: some of the European brown frogs (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758, *Rana arvalis* Nilsson, 1842) develop baggy skin during breeding season. The same can be observed in *Rana sakuraii* Matsui & Matsui, 1990 from Japan (Maeda & Matsui, 1990). Noble (1925) showed penetration of skin by cutaneus capillaries thus supporting respiratory function for such baggy skin. He also studied histology of the hairy dermal structures developed by the male of *Trichobatrachus robustus* Boulenger, 1900 during the

breeding season, and found support for a similar respiratory function. In this species as in newt species with dermal respiration, reduction of lungs can be observed (NOBLE, 1925)

Both behavior (male *Rana khare* staying in the mountain streams with oxygenated water for a long period) and morphological analysis (similar parts of skin being modified) give support to the hypothesis that the "wing-like" structures are in fact additional respiratory organs. KIYASETUO & KHARE (1986) described gliding behavior in this frog. However, in species where lateral skin fringes participate in gliding behavior [e g , *Rhacophorus reinwardtii* (Schlegel, 1840)], these are not baggy and folded flaps but single layered and straight appendages. The true gliding frogs also have complete webbing on hand

In *Rana khare*, males were observed staying in the breeding site whereas females leave the breeding site soon after egg laying. Vascularised enlargement of skin might help the male in respiration while remaining in water as these hill streams provide highly oxygenated water. However, no parental care has been shown so far.

If the enlarged skin surfaces allow frogs to spent longer periods under water, they might play a role in reproductive behavior. In European brown frogs it is known that male stay longer time in breeding places than females. This presence is not due to parental care. Nevertheless the aggregation of calling males has a consequence, the aggregation of egg clutches, which increases temperature in these clutches and thus influences development of eggs. In *Trichobatrachus*, the male stays with the clutches (PERRET, 1966) and is supposed to protect them from predators (DUELLMAN & TRUEB, 1985) Thus the males stay for long periods under the water and the hairy structures of the skin will allow gas exchange in aquatic habitat

Advantages of staying under water must be different in pond frogs like *Rana temporaria* and in stream frogs like *Rana khare* or *Trichobatrachus robustus* In pond frogs it may be due to difference in temperature of water and air. *Rana temporaria* is one of the first breeders at the end of winter when temperatures of air often may fall beneath 0°C Staying in water may avoids temperature stress. But there is no such temperature problem in stream frogs occurring in tropical or subtropical regions. The main problem for these frogs might be the current of the streams. Staying in the profound parts of the water body limits the energy necessary to counterpart the flow as its speed is diminishing when approaching the bottom of stream. Both vascularized dermal appendages for respiration and diminished gas volume in lungs of *Trichobatrachus* can be adaptations to staying for a long time under water. If frogs choose breeding places or have territorial behavior, it is important for reproductive success to be able to stay in these places. By avoiding to go through regularly strong currents and to be washed away from favorable breeding places, they enhance their fitness. Further studies of internal anatomy and histology are needed confirm our hypothesis on function of skin flaps in *Rana khare*.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to acknowledge Alain Dubois for its comments at various stages of the manuscript. Studies of the north-east Indian fauna was financed by the PPF "Faune et Flore de l'Asie du Sud-est" of the Muséum National d'Histoire Naturelle.

Literature cited

Altig, R. & Johnston, G. F., 1989. – Guilds of Anuran larvae: Relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, **3**: 81-109.

Altig, R. & McDiarmid, R. W., 1999. – Body plan. Development and morphology. *In*: R. W. McDiarmid & R. Altig (eds.), *Tadpoles. The biology of anuran larvae*, Chicago and London, The University of Chicago Press: 24-51.

Ao, J. M., Bordoloi, S. & Ohler, A., 2003. – Amphibian Fauna of Nagaland with nineteen new records from the state including five new records for India. *Zoo's Print Journal*, **18** (6): 117-125.

Chanda, S. K., 1994. – Anuran (Amphibia) fauna of North East India. *Mem. Zool. Surv. India*, **18** (2): 1-143.

Chanda, S. K., Das, I. & Dubois, A., 2000. – Catalogue of Amphibian types in the collection of the Zoological Survey of India. *Hamadryad*, **25** (2): 100-128.

Dey, M. & Ramanujam, S. N., 2003. – Record of *Pterorana khare* Kiyasetuo and Khare, 1986 (Anura: Ranidae) from Aizwal District, Mizoram, North Eastern India. *Hamadryad*, **27** (2): 255-256.

Dubois, A., 1976. – Les Grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal (famille Ranidae, genre *Rana*). *Cahiers népalais, Documents*, Paris, CNRS, **6**: i-vi + 1-275.

----- 1992. – Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **61** (10): 305-352.

----- 1995. – Keratodont formulae in anuran tadpoles: proposals for a standardization. *J. Zool. Evol. Research*, **33**: i-xv.

----- 2005. – *Amphibia Mundi*. 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes*, **22** (1-2): 1-24.

Dubois, A. & Ohler, A., 2000. – Systematics of *Fejervarya limnocharis* (Gravenhorst, 1829) (Amphibia, Anura, Ranidae) and related species. 1. Nomenclatural status and type-specimens of the nominal species *Rana limnocharis* Gravenhorst, 1829. *Alytes*, **18**: 15-50.

Duellman, W. E. & Trueb, L., 1985. – *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill, "1986": i-xix + 1-670.

Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sa, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. C., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green, D. M. & Wheeler, W. C., 2006. – The amphibian tree of life. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **297**: 1-291.

Gosner, K. L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

Grosjean, S., 2004. – *Apport des caractères larvaires à la phylogénie des Amphibiens Anoures. Cas de deux familles: les Megophryidae et les Ranidae*. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris: i-iv + 1-177 + [i-xxiv] + 1-261 + [i-cx] + 101 pl.

----- 2006. – The choice of external morphological characters and developmental stages for tadpole-based anuran taxonomy: a case study in *Rana (Sylvirana) nigrovittata* (Blyth, 1855) (Amphibia, Anura, Ranidae). *Contrib. Zool.*, **74** (1-2): 61-76.

Grosjean, S., Vences, M. & Dubois, A., 2004. – Evolutionary significance of oral morphology in the carnivorous tadpoles of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus* (Ranidae). *Biol. J. linn. Soc.*, **81** (2): 171-181.

Kiyasetuo & Khare, M. K., 1986. – A new genus of frog (Anura: Ranidae) from Nagaland at the north-eastern hills of India. *Asian J. Expl. Sci.*, **1**: 12-17.

Maeda, N. & Matsui, M., 1990. – *Frogs and toads of Japan*. Second edition. Tokyo, Bun-Ichi Sogo Shuppan Co. Ltd.: i + 1-206 + i.

Matsui, M., 1995. – Calls produced by a "voiceless" frog, *Rana blythii* Boulenger 1920 from Peninsular Malaysia (Amphibia Anura). *Tropical Zool.*, **8**: 325-331.

Noble, G. K., 1925. – The integumentary, pulmonary, and cardiac modifications correlated with increased cutaneous respiration in the Amphibia: a solution of the "hairy frog" problem. *J. Morph. Physiol.*, **40**: 341-416.

Ohler, A., 1996. – Systematics, morphometrics and biogeography of the genus *Aubria* (Ranidae, Pyxicephalinae). *Alytes*, **13**: 141-166.

OHLER, A., SWAN, S. R. & DALTRY, J. C., 2002. A recent survey of the amphibian fauna of the Cardamom mountains, southwest Cambodia with descriptions of three new species. *Raffles Bull. Zool.*, **50** (2): 465-482.
PERRET, J.-L., 1966. Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jahrb. (Syst. Ökol. Geogr. Tiere)*, **93**: 289-464.
POWER, S. & BIRAND, A., 2001. Survey of Amphibians, Reptiles and Birds of North East India. *CERC Tech. Report*, **6**: 1-118.
SEN, N. & MATHEW, R., 2003. Range extension of *Pterorana khare*, 1986 (Anura: Ranidae) with notes on some morphological characters. *Cobra*, **53**: 5-8.
WASSERSUG, R. J., 1976. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **48**: 1-23.
--- 1980. – Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **68**: 1-146.

Corresponding editor: Masafumi MATSUI

Alytes, 2006, **24** (1-4): 40-60.

Notes on the genus *Hyperolius* (Anura, Hyperoliidae) in central République Démocratique du Congo

Arne SCHIØTZ

Humlehaven 2, 4571 Grevinge, Denmark
<arne@schiotz.dk>

This paper deals with the treefrogs of the genus *Hyperolius* in central République Démocratique du Congo, an area delimited by the Congo-Lualaba River, and to the South by 5°S. This is a very poorly explored part of Africa. The study is based on the material in the Royal Museum of Central Africa in Tervuren and on the authors' collections in the area in 1975 and 2005. A number of little-known forms are commented upon: *Hyperolius robustus*, *H. schoutedeni* and the juvenile phase of *H. phantasticus* are illustrated in colour; *H. brachiofasciatus* is re-described and the difficult *H. nasutus* group is discussed. An unidentified *Hyperolius*, probably a new species, is briefly described.

INTRODUCTION

The area covered in the present paper is the ecoregion "Central Congo Basin Moist Forest" (OLSON & DINERSTEIN, 1998) in the République Démocratique du Congo, delimited to the West, North and East by the Congo-Lualaba River. The southern border is arbitrarily set at 5°S. This delimitation includes the tropical moist lowland forest in the ecoregion and furthermore the northern part of the savanna south of the great forest. The exact southern border of the area covered in this paper is of little significance since virtually no herpetological collecting has been undertaken in the southern part of the area, between 4° and 5°S. Also the remainder of the area is virtually unknown herpetologically. The considerable herpetological efforts in what was then Belgian Congo were concentrated on the three national parks, Albert (Virunga), Garamba and Upemba, all far from the present area. The only attempt at a comprehensive study of the genus *Hyperolius* in République Démocratique du Congo is that of LAURENT (1943).

The present paper is based on the material in the Royal Museum of Central Africa (MRAC) in Tervuren, material including a large unidentified collection made by the reverend father Paul Lootens in Boteka in 1985. His collection consists of more than 1500 specimens of the genus *Hyperolius* alone. This material is supplemented by collections made by the author near Kinshasa and in and near Salonga National Parc in 1975 during a largely non-herpetological tour, and in Kokolopori and Mabali in 2005. A gazetteer of important

localities is given in appendix 1 My material is placed in the Zoological Museum in Copenhagen (ZMUC). Below, formulae for the webbing of feet of specimens are expressed according to the method described in SCHIØTZ (1975) Size of some specimens is given in millimetres, as SVL (snout-vent length). Samples preserved for DNA analysis were taken from all species collected by the author in 2005. They are stored at the Zoological Museum, Copenhagen.

The purpose of the present paper is not to make a catalogue of the material in the two museums but to study the genus *Hyperolius*. I have therefore left a large part of the material from Boteka unidentified since I believe that it is not possible to identify all the preserved specimens of the genus *Hyperolius* unless one is very familiar with the fauna from field experience, especially in a genus where much of pattern and colour vanish after preservation Our knowledge in this area therefore remains incomplete; especially the sylvicolous fauna is almost unknown. The zoogeographical significance of the Central Congo Basin Moist Forest is further discussed in SCHIØTZ (2007).

TAXONOMY

Hyperolius balfouri (Werner, 1907)

Comments. – Only one specimen (det. R. F. Laurent) is recorded from our area The specimen has asperities on the back but no pattern or other distinguishing characters.

Material. – Bokuma: MRAC 52446

Hyperolius brachiofasciatus Ahl, 1931

Description. – A rather small *Hyperolius* (♂ 22.7-28.0 mm; ♀ 24.8-29.0 mm) with a pattern in two distinctly different phases (see below). For some body dimensions see table 1. Webbing moderate, formula. 1(1-1⅓), 2i(1-1⅓), 2e(⅓-½), 3i(1-1½), 3e(0-1), 4i(1-1⅓), 4e(1), 5(¼-½) Long-legged species with tibia more than half body length Dorsum smooth in both sexes. No gular fold in females, indistinct or absent gular disc in males.

Colour after preservation (fig. 1). – Phase J. Dorsum light brown, often with darker spots which in some specimens form an "hour-glass pattern". Dorsal colour sharply delimitated against a darker, irregular lateral band Canthal area of head also dark making canthus rostralis distinct. Conspicuous dark bar between eyes with a broad apex pointing back. Sometimes darker spots in lumbar region. Tibia with a conspicuous pattern with two large spots of the dorsal colour, leaving a dark, oblique band of the lateral colour between them A small white spot present under the eye in most specimens. Venter unpigmented

This phase is termed phase J (terminology after SCHIØTZ, 1975, 1999) which should mean that no females belong to it, however two females of this phase are found in the large material from Boteka.

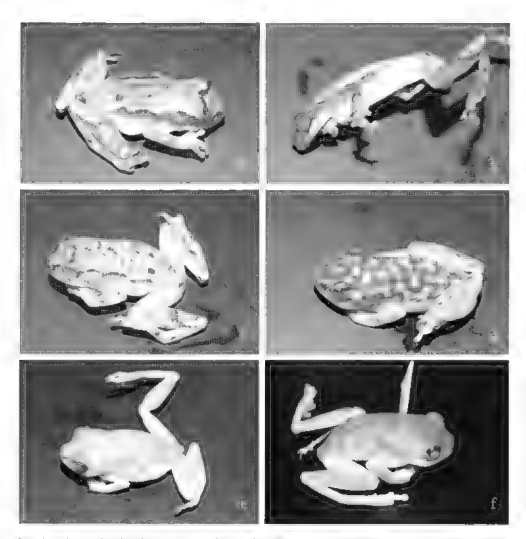


Fig. 1. – *Hyperolius brachiofasciatus*. (a-b) Boteka, phase J, (a) dorsal view, and (b) lateral view; (c) Boteka, phase J; (d) Boteka, phase F; (e) Botaka, phase F; (f) Kokolopori, phase F.

Phase F. Dorsum dark with light spots sometimes marbled in dark and light. Some specimens are light with fine dark points. No dark lateral band or dark canthus rostralis. No white speck ventrally to the eye. Venter unpigmented. In life femur red (P. Lootens' notes).

The distinctness of my single specimen from Kokolopori was unfortunately first discovered after its preservation so I have no description of the colour in life, except for it being noted as "pink". It is slightly larger (SVL 29.0 mm) than the females from Boteka (maximum 28.2 mm.)

Table 1. Body dimensions of some Congolese *Hyperolius*. Collection references: MRAC, Royal Museum of Central Africa, Tervuren; ZMUC, Zoological Museum, Copenhagen. SVL, snout-vent length; TL, tibia length; ED, horizontal eye diameter; EN, distance eye-nare; TL/SVL, ratio tibia length/snout-vent length. Measurements are in tenth of millimetres, the ratio TL/SVL is in percent.

Species	Locality	Collection reference	Sex	SVL	TL	ED	EN	TL/SVL
H. brachiofasciatus	Kokolopori	ZMUC R.771206	♀	304	170	47	34	56
H. brachiofasciatus	Boteka	MRAC	♀	251	143	37	24	57
H. brachiofasciatus	Boteka	MRAC	♂	257	136	34	25	53
H. brachiofasciatus	Boteka	MRAC	♂	249	135	34	29	54
H. brachiofasciatus	Boteka	MRAC	♀	255	139	39	30	55
H. robustus	Monkoto	ZMUC R.079697	♂	307	148	45	39	48
H. robustus	Kokolopori	ZMUC R.771176	♀	335	165	50	39	49
H. robustus	Kokolopori	ZMUC R.771175	♂	337	179	54	39	53
H. robustus	Kokolopori	ZMUC R.771177	♂	295	163	46	27	55
H. robustus	Kokolopori	ZMUC R.771174	♂	316	165	55	39	52
H. schoutedeni	Garamba	MRAC	♀	225	105	26	19	47
H. schoutedeni	N'Sele	ZMUC R.079832	♀	252	118	30	28	47
H. schoutedeni	N'Sele	ZMUC R.079835	♂	225	108	37	25	48
H. schoutedeni	N'Sele	ZMUC R.079834	♂	229	105	34	31	46
H. schoutedeni	N'Sele	ZMUC R.079833	♂	202	93	30	23	46
Hyperolius sp.	Mabali	ZMUC R.771206		407	191	54	34	47

Comments. In the material from Boteka, two very distinct forms were found abundantly. One of the forms is identical to a single female I found at Kokolopori. In search of a name I came across a small collection (16 specimens) identified as *Hyperolius brachiofasciatus* Ahl, 1931 by R. F. Laurent. Eight of these, from Flandria and Eala, representing both patterns, are the same forms as the material from Boteka. The remainder has lost all patterns. I follow Laurent in his identification and in regarding the two forms as phases of one species although with some doubt. AHL's (1931) illustration shows a combination of the main characters found in the two phases, mottled back and a bar between the eyes. This combination of the characteristics of the two phases is found only in very few of the specimens I examined.

The slight doubt about the two forms being conspecific is caused by the presence of females in both phases — although only two females phase J were found in the sample from Boteka (phase J is otherwise only shown in the genus by juveniles and males). Doubt is also caused by most of the samples from Boteka containing only one of the forms which could indicate that they are not syntopic — or it could be caused by later separation by the collector.

This species has not been mentioned in the literature since AHL's (1931) description, except mere listings in FROST (1985) and JOGER (1990), and was therefore, like other nomina dubia, omitted from SCHIØTZ (1999). However, in spite of a lost type and slight doubts about the two patterns being conspecific, it would seem prudent to use Ahl's name.

Biological notes. The single female taken by me was collected at a farmbush locality (sensu SCHIØTZ, 1975) with *H. phantasticus* and *H. platyceps*. No voice was heard.

Distribution. Known from southern Central African Republic (type locality) to the central Congolian forest. All localities in MRCA are from the latter area.

Material. Eala: MRAC 40282, 9775, 51089-91 (5 specimens); Flandria: MRAC 3748, 52099, 12368 (3 specimens); Boteka: MRAC B 85052.0804-0814, 0862-0967, 0971-1024, 1026-1125, 1433-1490, 1790, 1898-1976, 2094-2102 (420 specimens); Kokolopori: ZMUC R.771206 (1 ♀). Also material, determined by Laurent, considered by me unidentifiable, from Boende and Bokuma.

Hyperolius cinnamomeoventris Bocage, 1866

Voice. - The voice of the N'Sele sample was noted as being a fast series of clicks.

Colour in life. – Males from N'Sele: dorsum brown with small black specks; light brown dorsolateral lines; venter yellowish white; throat yellow. Females from N'Sele: dorsum a dense green delimited from the whitish venter by an irregular dark lateral line. The single female from Mabali agrees in coloration with the sample from N'Sele. This is in agreement with the colour pattern from elsewhere.

Comments. – The specimens from N'Sele are small (♂ 17-18.5 mm; ♀ 20.5-24.5 mm). Males from this sample have the typical male pattern for the species which shows sexual dimorphism. A large series from Boteka (39 specimens) is remarkable since all males except two have the female pattern (fig. 2a), a feature not reported for this species from elsewhere.

There is a suspicion that several cryptic species may hide under the name *H. cinnamomeoventris* (see LÖTTERS et al., 2004).

Material. - Boteka: MRAC 85052.1890-1897, 2103-2126, 2169-2175 (39 specimens); N'Sele: ZMUC R.771183-98 (11 ♂, 5 ♀); Mabali: ZMUC R.771207 (1 ♀).

Hyperolius ghesquieri Laurent, 1943

Comment. A large *Hyperolius* (SVL 37 mm) with a characteristic pattern (figures: LAURENT, 1943; SCHIØTZ, 1999). Only the female holotype is known.

Material. – Befale: MRAC 1159 (1 ♀).

Hyperolius kuligae Mertens, 1940

Comments. *Hyperolius kuligae* is well documented from Cameroun (e.g., AMIET, 1978) and was furthermore recorded from Uganda with some reservation (SCHIØTZ, 1999) and possibly as part of the material identified as *Hyperolius langi* from easternmost République Democratique du Congo (LAURENT, 1972). One female (SVL 20.3 mm) from Boteka seems to belong to this species with its characteristic broad and flat body and head, and a pattern

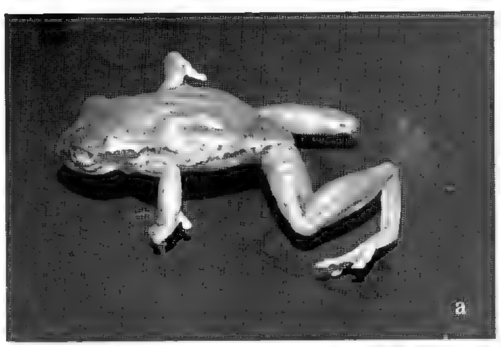




Fig. 2. (a) *Hyperolius cinnamomeoventris*, Boteka, ♂ with + pattern. (b) *Hyperolius kuligae*, Boteka, ♀

typical for the species (fig. 2b). The record should however be regarded with reservation; as one specimen of a species so similar to other *Hyperolius* is not sufficient to establish the presence of this form in the area.

Material. – Boteka: (MRAC B.85052.1793 (1 ♀).

Hyperolius nasutus group

Comments. There seems to be two distinct species in the area covered by this paper. One of the forms is represented by a single sample (eight specimens) in P. Lootens' material from Boteka (fig. 3a). These specimens are small (♂ 19.0-19.7 mm, ♀ 17.5 mm) and with rounded snout, dorsum uniform light or with tiny dark chromatophores. A fine dark canthal line is present. Lootens' notes of colours in life indicate: "In life males light green, unstriped, yellow throat". This description indicates that the single female had light dorsolateral stripes. The sample was collected together with a series of *Afrixalus "fulvovittatus"* in "pineapple and aquaceous herbs". This sample is tentatively referred to *H. adspersus* Peters, 1877 (see below).

Other samples from our area had been identified by R. F. Laurent as *Hyperolius nasicus* Laurent, 1943 (or *H. nasutus nasicus*). The type material from north-eastern Congo has a very pointed, shark-like snout, quite different from the rounded snout of the Boteka material (fig. 3b). The four half-grown paratypes of *H. nasicus* from the same locality have retained conspicuous white dorsolateral lines after preservation, unusual for the *nasutus* group since the light stripes normally tend to disappear when the green ground colour has vanished after preservation. The male holotype (SVL 23.4 mm) of *H. nasicus* is unstriped.

A single female in MRAC from Mayombe, i.e., from outside the area covered by this paper, was identified by R. F. Laurent as *H. adspersus* (SVL 23.0 mm). It is unstriped and has a snout shape similar to the sample from Boteka.

Considering the unsettled taxonomy in this group, no names are proposed for the material in MRAC. *H. adspersus* seems to be a likely name for the small material from Boteka, based on morphology and habitat (see comments below), whereas *H. nasicus* for the time being should be regarded as a separate species with unknown distribution. The material of *H. nasicus*, with the sharp, protruding snout and the ample pigmentation which is leaving the dorsolateral stripes conspicuous after preservation, is quite similar to *Hyperolius benguellensis* (Bocage, 1893) sensu Poynton & Broadley (1987).

Taxonomy. – Amiet (2005), in a study of the complex occurring in Cameroun, using voice, morphology and habitat preference, reached the conclusion that there are two species in that country. Amiet chose the name *H. igbettensis* Schiøtz 1963 for the northern, savanicolous form, to indicate it being conspecific with material from Nigeria to central Côte d'Ivoire but he did not reject it being conspecific with one of the forms from the savanna further east and south in Africa. The other Cameronese species is parasylvicolous, found in clearings in the forest ("farmbush") in southern Cameroun and is given the name *H. adspersus* Peters 1877 (type locality Cabinda, Angola). Amiet's (2005) meticulous study revealed subtle differences in morphology between the two species in addition to significant differences in habitat preference and voice. *H. adspersus*, the only parasylvicolous species in the complex, is, according to Amiet, further distributed in coastal Gabon, south-western République du

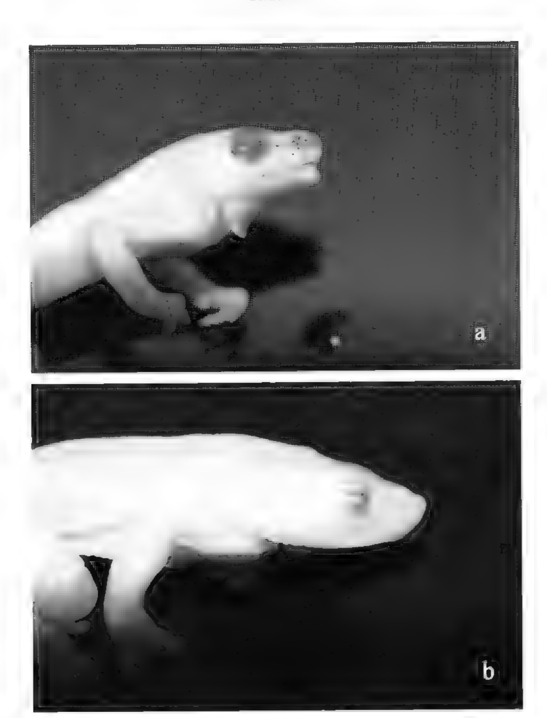


Fig. 3. – (a) *Hyperolius* aff. *nasutus*, Boteka. (b) *Hyperolius nasicus*, holotype

Congo (LARGEN & DOWSETT-LEMAIRE, 1991, as *H.* aff. *nasutus*), lower République Démocratique du Congo and Cabinda (type locality), and probably coastal Angola down to 12°S.

A recent paper by CHANNING et al. (2002) has sent the *H nasutus* group into a nomenclatural turmoil. According to them the parasylvicolous *H adspersus* sensu Amiet (as well as the distinct, remote savanicolous West African *H. lamottei*) should be termed *H. nasutus*, and the well-known and widespread savanna form in most of tropical Africa, hitherto called *H. nasutus*, be termed *H. acuticeps* Ahl 1931. These nomenclatural changes are further discussed in SCHIØTZ (2006).

Material. Boteka· MRAC B.85030 1091-1098 (7 ♂, 1♀); Mayombe: MRAC (1 ♀, *H. adspersus* det. Laurent), Kasiki (Marungu, north-eastern Congo): MRAC (types of *H nasicus* Laurent, 1943).

Hyperolius ocellatus Günther, 1859

Colour in life of material from Kokolopori and Mabali Phase J (all males in most populations). Green with a silvery white triangle on the snout and broad white dorsolateral lines. The light triangle on the head is enclosed by a brown edge. Venter yellow surrounded by white and blue (fig. 4). Throat yellow

Phase F. Dense silvery grey with small black points. Venter bright yellow, edge of lower jaw white with black spots (fig. 4)

Comments Several subspecies have been described, but the variation within the species is not well understood. Only few specimens were heard in small forest swamps, localities for a sylvicolous or parasylvicolous fauna

Material Kokolopori: ZMUC R.771200-04 (4 ♂, 1 ♀); Mabali: ZMUC R.771213 (1 ♂); Mundjuku. ZMUC R.771139-48 (10 ♂); Befale. MRAC (2 specimens), Bokala MRAC (1 ♀)

Hyperolius parallelus parallelus Gunther, 1859

Comments. Only two specimens of the very conspicuous and normally very abundant *H viridiflavus* superspecies are found in the collections of MRAC from the large area south of the forest down to 5°S, between the main distributions of the form *parallelus* near the Atlantic coast and of *argentovittis* in easternmost Congo, a stretch of more than 1000 km. This is an indication of how incomplete our collections from this area are The westernmost of these two specimens (22°27'E, 03°28'S) is in MRAC labelled *parallelus*, the easternmost, only 150 km away (23°34'E, 02°23'S), *argentovittis*. They are, however, both typical *parallelus* with lateral lines parallel to the mid-dorsal line, not oblique as in *argentovittis*. The border or gradual transition between these very similar forms is therefore further east than assumed by SCHIØTZ (1999: fig. 465).

The bewildering *Hyperolius viridiflavus* superspecies has been discussed in several papers (SCHIØTZ, 1971, 1999, LAURENT 1976, 1983, WIECZOREK et al , 2001) SCHIØTZ (1971) argued



Fig. 4. *Hyperolius ocellatus*, Kokolopori, ventral view of female (left) and male (right).

that the term subspecies for the many, often dramatically distinct forms are different from the subspecies concept commonly used. The species structure is also disputed. One school, especially with a South African perspective, regards all the forms in southern Africa as belonging to *H. marmoratus*, and the forms in northern and western Africa as subspecies of *H. viridiflavus*. SCHIØTZ (1971) argued, based on a few examples of syntopy and a great similarity in pattern between some south-western forms, for two widespread species, *H. viridiflavus* and *H. parallelus*. LAURENT (1976) in reality accepted this view but named the south-western form *H. marginatus* based on his inclusion in the species *parallelus* of a form, *marginatus*, with nomenclatural priority but doubtful affinity to either of the species (see further in SCHIØTZ, 1971), until he, as an appendix to another paper on the subject (LAURENT, 1983), reached the conclusion that the superspecies with our present knowledge is best regarded as monospecific, with the species name *Hyperolius viridiflavus*.

WIECZOREK et al. (2001) studied the mtDNA in a number of forms and obtained a better understanding of the structure of the group. Concluding from an investigation of 24 forms, less than half of the "recognized subspecies", they separated these into ten full species. One of these full species is *H. parallelus*. In their cladogram, this species is widely separated from what I would assume to be its closest relative, *argentovittis*. The difference in mtDNA which the authors accept as sufficient for separation between species (one fixed character per clade) is small compared to species differences in other groups and several of their species show full reproductive compatibility and/or gradual transition in pattern. One unfortunate result of





Fig. 5. – *Hyperolius phantasticus*. (a) Kokolopori, phase J. (b) Mabali, phase J with canthal and dorsolateral stripe.

proposing formal nomenclatural changes based on a study of less than half of the members of the group is that, if this nomenclature is adopted, it leaves the unstudied forms in a nomenclatural vacuum.



Fig. 6. *Hyperolius phantasticus*, Kokolopori, ventral view of males, phases J (left) and F (right).

The species name *parallelus* for the present material was used both by SCHIØTZ (1971) and WIECZOREK et al. (2001), although with different contents.

Material. - Kinshasa Botanical Garden. ZMUC R771182 (1 ♀); near Mbandaka (18°14'E, 00°20'S): MRAC (1 specimen); 22°27'E, 03°28'S: MRAC (1 specimen), 23°34'E, 02°23'S: MRAC (1 ♀); several specimens from lower Congo, outside our area.

Hyperolius phantasticus (Boulenger), 1899

Colour in life. The species occurs in two very different phases (fig. 5-6).

Phase J. Head and body a light, transparent green, unspotted or with tiny dark spots. A light canthal stripe present in most specimens, in some individuals continuing behind the eye as a lateral stripe halfway down the body. Ventral side of body green, yellow and blue, often so that the abdomen is yellow, surrounded by green and with blue patches on the limbs. Throat blue or yellow. When calling at night the inflated throat is green to blue.

Phase F. Dorsal surfaces reddish to beige, sometimes with small yellow spots. Ventral sides of body and limbs wholly or partly black to dark violet. Throat bright orange or dark as venter, in some specimens with a blood-red small gular disc.

A few specimens show what seems to be a transition, dorsal surfaces as phase F, venter as phase J. After preservation all the colours of phase J and the dorsal colours of phase F have





Fig. 7. – *Hyperolius platyceps*, Kekolopori. (a) morph A, dorsal view; (b) same specimen, lateral view.

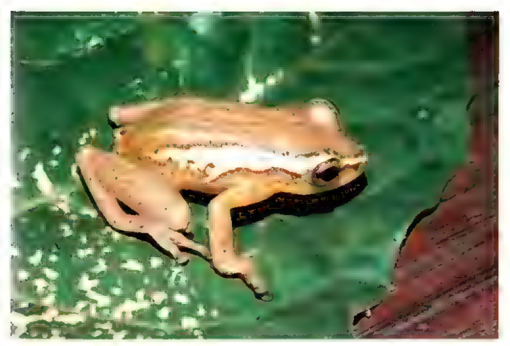


Fig. 8. – *Hyperolius platyceps*, Kokolopori, morph D

faded to a uniform yellowish The canthal stripe is visible as a dark line in most specimens of phase J Venter of phase F is dark. A colour illustration of phase J has apparently not been published previously. Several of the phase J specimens in MRAC are labelled *H. boulengeri* Laurent 1943

Comments. *Hyperolius phantasticus* was the dominant and the most conspicuous *Hyperolius* species in Kokolopori and Mabali. It is therefore strange how rare it is in the large collections from Boteka, 12 specimens out of a total of about 1500 *Hyperolius*

Hyperolius phantasticus phase J is after preservation very similar to phase J of the more western *H. guttulatus* Gunther 1859 which overlaps in distribution with *H. phantasticus* in coastal Cameroun to south-western Gabon A difference between the two species is that *H. guttulatus* has a well developed gular disc, *H. phantasticus* has none or a small disc with much dilatable skin

Biological notes This species was collected at farmbush localities together with *H. platyceps* and also in small, savanna-like swamps in the forest near the river (Esobe in French) at Mabali, where one would expect a savanna fauna

Material Ommanunda, Lodja MRAC (38 specimens), Leopoldville, Flandria, Kunungu, Eala, Bokoro MRAC, Ibembo MRAC 52320 (1 specimen), Boteka MRAC B 85052 0676-0677, 0697, 1778 (12 specimens), Kokolopori ZMUC R 771214-26 (12 ♂,



Fig. 9. – *Hyperolius robustus*, Kokolopori, ♂.

1 ♀); Mabali: ZMUC R.771227-36 (8 ♂, 2 ♀); Monkoto: ZMUC R.771134-38 (3 ♂, 2 ♀); heard 10 km north of Watsi Kengo.

Hyperolius platyceps (Boulenger, 1900)

Colour in life. – The sample from Kokolopori falls into four apparently distinct morphs where the two dorsal patterns (hour-glass or dorsolateral lines), are combined freely with the dark or light venter. A (dark-bellied with hourglass pattern on back; 9 ♂, 1 ♀); B (dark-bellied with light dorsolateral lines; 2 ♂); C (light-bellied with hour-glass pattern; 6 ♂); D (light-bellied with light dorsolateral stripes; 7 ♂).

Morph A. Dorsum dark brown with a black hour-glass pattern. Venter black, or black with small white spots, and with orange spots on the hidden parts of the groin. Throat black. Conspicuous white spots on the otherwise dark sides (fig. 7).

Morph B. Dorsum dark with light brown canthal- and dorsolateral stripes, venter as A.

Morph C. Dorsum light brown with darker brown hour-glass pattern. Venter white, throat yellow.

Morph D. Dorsum light brown with white canthal- and dorsolateral stripes. Venter white, throat yellow (fig. 8).



Fig. 10. – *Hyperolius schoutedeni*, N'Sele.

A female from Watsi Kengo had dorsum brown with green spots, and light canthal and dorsolateral stripes.

Voice. – A single, coarse click (noted as being similar to *H. concolor*).

Comments. – *Hyperolius platyceps* is a very variable species, both geographically and within populations,therefore much confusion has surrounded this name. AMIET (1978) clarified the systematic in Cameroun, also in relation to other species with a similar pattern (*H. kuligae* and *H. adametzi*). The variation within populations was described by PERRET (1966), AMIET (1978) and LARGEN & DOWSETT-LEMAIRE (1991). rather than the two phases found in most *Hyperolius* with one phase, J (Juvenile) consisting of juveniles and some of the adult males, and another, ph (Female) consisting of some males and all females, for *H. platyceps* both morphs can be found among both sexes. As elsewhere the samples from Congo show two main morphs, one with hour-glass pattern (morph MD after AMIET, 1978), and another with light dorsolateral stripes and no hour-glass pattern (morph BL). In the Kokolopori material, both these morphs, however, occur in a light and dark version, the dark morph with conspicuous white spots on side of body. Such white spots are not known from Cameroun (AMIET, in litteris). In south-western Gabon all four collected females (LARGEN & DOWSETT-LEMAIRE, 1991) had a bright green dorsum, a morph not encountered in Cameroun or in Congo.

Hyperolius major Laurent, 1957 from southern Congo was described as a subspecies of *H. platyceps* and is very similar in pattern and morphology. It differs by the voice being a series



Fig. 11. – *Hyperolius* sp., Mabali (a) dorsal view; (b) ventral view

of hard clicks in rapid succession rather than the single click of *H. platyceps*. The recorded calls from Kokolopori are typical for *H. platyceps* and are identical to calls from Cameroun (SCHIØTZ, 1999).

I found this species abundantly at Kokolopori and at Salonga, but strangely it is almost absent from the collections of MRAC, with only one specimen, from Flandria.

Biological notes. This species was collected in farmbush, most abundantly in roadside ditches near a small river, together with *H. phantasticus*.

Distribution. The present records represent a considerable extension to the East.

Material. – Flandria: MRAC (1 specimen), Kokolopori: ZMUC R.771237-61 (24 ♂, 1 ♀); Mondjuku: ZMUC R.079699-702 (4 specimens); 10 km north of Watsi Kengu: ZMUC R.079837-39 (3 specimens).

Hyperolius robustus Laurent, 1979

Description. – A large *Hyperolius* (♂ 30.2-38.3 mm; ♀ 33.5-37.1 mm). For body dimensions, see LAURENT's (1979) detailed description, and table 1 in present paper. Webbing well developed, formula of sample from Kokolopori: 1(¾-1), 2i(1-1½), 2e(0-½), 3i(1-1¾), 3e(½-¾), 4i(1-1½), 4e(1-2), 5(0-⅓). Gular disc large and flat (fig. 6 in SCHIØTZ, 1999). Dorsum in both sexes densely beset with small asperities.

Colour in life. Dorsum red-brown to yellow with diffuse dark spots (fig. 9). Some specimens almost unspotted, some with dominant spots. Iris golden. Venter almost uniform yellowish white, orange on the underside of the hind legs. The large, flat gular disc of males light yellow.

Comments. - LAURENT (1979), in his description and discussion of two new *Hyperolius* from Lodja (*H. robustus* and *H. sankuruensis*), compared them in a very detailed way with other members of the genus, including species with a very diverging morphology. Strangely he did not compare the two species with each other, although both the descriptions and the illustrations point at very similar frogs. The only difference extracted from the descriptions is that *H. robustus* is slightly smaller and less webbed than *sankuruensis* and that the male *sankuruensis* has dark transverse bands on dorsum (not apparent from the illustration). The two *H. sankuruensis* present in Tervuren (holotype and allotype) have no pattern left but seem to me to be very similar to *H. robustus*. The holotype of *H. robustus* is in agreement with my specimens.

Biological notes. – The specimens from Kokolopori were taken in bushes, most of them rather high up (2 to 4 meters), in forest or dense farmbush near small watercourses. No vocal activity was heard at Kokolopori whereas a supposed "initial sound" was heard from a specimen from Monkoto.

Material. Sankuru, MRAC (type material), Kokolopori: ZMUC R.771174-79 (5 ♂, 1 ♀), Monkoto: ZMUC R.079697 (1 ♂).

Hyperolius schoutedeni Laurent, 1943

Description. – *Hyperolius schoutedeni* is a very long-nosed frog with the body proportions of a large *Hyperolius nasutus*, quite different from *H. cinnamomeoventris*, with which is it was compared in INGER's (1968) study from Garamba. The sharp snout and the presence of a mid-dorsal line in many specimens of *H. schoutedeni*, and the distinctive female pattern in *H. cinnamomeoventris*, clearly separate the two species. Some body dimensions are given in table 1. Webbing is reduced, the formula of a sample from N'Sele being: 1(1-1½), 2i(1¼-1⅔), 2e(1), 3i(2), 3e(1), 4i(1⅓-2), 4e(1⅓-2), 5(0-⅓). The gular disc is large and flat.

Many of the frogs in the large material from Garamba (INGER, 1968) are smaller than the sample from N'Sele, and most lack the light mid-dorsal line.

Colour in life of material from N'Sele (fig. 10). – Dorsum brown with lighter dorsolateral stripes. In the field it was noted that only females (3 out of a sample of 6) have a light mid-dorsal line, after preservation this line is visible also on 2 of the 3 males. Throat is white (♀) or yellow (♂). In some specimens the hidden parts of femur and the upper side of feet are red. Venter is whitish. Females are only slighter larger than males (♂ 21.0-23.0 mm; ♀ 23.4-24.3 mm).

Voice. - It was heard at N'Sele. It consists in a double click.

Biological notes. – This species was found in a small swamp near Congo River in savanna or very open farmland.

Distribution. – This species is only known from République Démocratique du Congo.

Material. - Kunungu: MRAC (holotype). Bokoro: MRAC (1 specimen). Leopoldville: MRAC (1 juvenile; indistinct, identification probably correct); N'Sele, ZMUC R.079832-35, 771180-81 (3 ♂, 3 ♀); Parc National de la Garamba: MRAC.

Hyperolius sp.

Description. – Female large, SVL 40 mm (see also table 1). Webbing formula: 1(1), 2i(1), 2e(⅓), 3i(1), 3e(¼), 4i(1), 4e(1), 5(0). No gular fold. A characteristic coloration in life is dorsum dark chocolate brown densely beset with tiny bright green points, not forming any pattern (fig. 11a). After having been kept in a plastic bag for some hours the ground colour had faded to a light grey, still with the green points visible. Ventral parts are uniform orange (fig. 11b). After preservation the dorsal ground colour is dull dark grey with white points.

The large size makes it obvious to compare this female with the only other Congolese species with females that size (according to LAURENT, 1979), *H. sankuruensis*. Webbing is similar to the female paratype of *H. sankuruensis*, and the pattern after preservation does not show any distinct differences. But identification in this difficult genus cannot be based on size, as several species from western and eastern Africa have a similar size, nor on webbing or on lack of distinct pattern.

Comments. – A single specimen of a large, strangely coloured *Hyperolius* was brought by children in Mabali. I believe it to represent an undescribed species. It is however not advisable to describe a member of the genus *Hyperolius* based on one specimen, a female lacking the systematically important male characters, and a specimen which has not been studied on its breeding site. Therefore its formal description should await further studies.

Biological notes – The only known specimen was allegedly collected in low herbs along a road in farmbush in former moist forest.

Material. – Mabali: ZMUC R.771205 (1♀).

Hyperolius tuberculatus (Mocquard, 1897)

Comments. – Many records in our area in MRAC (see LAURENT, 1943).

ACKNOWLEDGEMENTS

I am most indebted to the Carlsberg Foundation and the Niels Bohr Legat for financially supporting my visit in 2005 to République Democratique du Congo and to MRAC in Tervuren and the Niels Bohr Legat for contributing to this publication. My fieldwork in Congo was made possible through the support of the Bonobo Conservation Initiative (BCI), both in the preparatory process and as the necessary logistical support during the tour, a tour which was made pleasant and rewarding through the untiring support and enthusiasm of the director of BCI, Michael Hurley. His local partners also provided help and good company in a country where fieldwork is not easy. I am here especially indebted to Bienvenu Mupenda and Jean Marie Benishay, both of BCI, Dr Mwanza Ndunda, Director General of Centre de Recherche en Ecologie Forestière, Mabali and Albert Lokasola, Vie Sauvage in Kokolopori. My stay in MRAC in Tervuren was made rewarding by the help and assistance of Dr. Danny Meirte. Mogens Andersen, Zoological Museum in Copenhagen assisted in many practical ways. J. C. Poynton is thanked for constructive critisism of content and language and A. M. Warfield for improving the language.

LITERATURE CITED

AHL, E. 1931. – Amphibia. Anura III. Polypedatidae. *Das Tierreich*, **55**: i-xvi + 1-477.

AMIET, J.-L. 1978. – A propos d'*Hyperolius platyceps*, *H. kuligae* et *H. adametzi*. *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **25**: 221-256.

----- 2005. – Les *Hyperolius* camerounais du groupe d'*H. nasutus*. *Rev. suisse Zool.*, 112 (1): 271-310.

CHANNING, A., MOYER, D. & BURGER, M., 2002. – Cryptic species of sharp-nosed reed frogs in the *Hyperolius nasutus* complex: advertisement call differences. *African Zoology*, **37** (1): 91-99.

FROST, D. R. (ed.), 1985. – *Amphibian species of the world*. Lawrence, Allen Press & Assoc. Syst. Coll.: [i-iv] + i-v + 1-732.

INGER, R. F., 1968. – Amphibia. *Exploration du Parc national de la Garamba*, **52**: 1-190.

JOGER, U. 1990. – The herpetofauna of the Central African Rep. *In*: G. PETERS & R. HUTTERER (ed.), *Vertebrates in the tropics*, Bonn, Museum A. Koenig: 85-102.

LARGEN, M. J. & DOWSETT LEMAIRE, F., 1991. – Amphibians (Anura) from the Kouilou River basin, République du Congo. *Tauraco Res. Rep.*, **4**: 145-168.

LAURENT, R. F. 1943. – Les *Hyperolius* du Musée du Congo. *Ann. Mus. Congo belge*, (1), **4** (2): 61-140.

----- 1972. – Amphibiens. *Exploration du Parc national des Virunga*, (2), **22**:1-125.

----- 1976. – Nouveaux commentaires sur la superespèce *Hyperolius viridiflavus*. *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, 213: 70-114.

----- 1979. – Descriptions de deux *Hyperolius* nuveaux du Sankuru (Zaïre). *Rev. Zool. afr.*, 93 (4): 779-791.

----- 1983. – La superespèce *Hyperolius viridiflavus* en Afrique centrale. *Monit. zool. ital.*, (n.s.), **18**: 1-93.

Lötters, S., Schick, S., Schelke, K., Teege, P., Kosuch, J., Rotisch, D. & Veith, M., 2004. – Bio-sketches and partitioning of sympatric reed frogs, genus *Hyperolius*, in two humid tropical African forest regions. *J. nat. Hist.*, **38**: 1969-1997.

Olson, D. M. & Dinerstein, E., 1998. – The Global 200: a representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, **12**: 502-515.

Perret, J.-L., 1966. – Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb. Syst.*, **8**: 289-464.

Poynton, J. C. & Broadley, D. G., 1987. – Amphibia Zambesiaca 3. Rhacophoridae and Hyperoliidae. *Ann. Natal. Mus.*, **28** (1): 161-229.

Rodel, M.-O. & Ernst, R., 2003. – The amphibians of Marahoué and Mt Péko National Parks, Ivory Coast. *Herpetozoa*, **16**: 23-39.

Schiøtz, A. 1971. – The superspecies *Hyperolius viridiflavus*. *Vidensk. meddr dansk naturh. Foren.*, **134**: 21-76.

----- 1975. – *The treefrogs of Eastern Africa*. Copenhagen, Steenstrupia: 1-232.

----- 1999. – *Treefrogs of Africa*. Frankfurt am Main, Chimaira: 1-352.

----- 2006. – Reflections on the *Hyperolius nasutus* group (Anura, Hyperoliidae). *Alytes*, **24** (1-4): 61-71.

----- 2007. – Zoogeography of the treefrogs in Africa's tropical forests. *Alytes*, in press.

Wieczorek, A., Channing, A. & Drewes, R., 2001. – Phylogenetic relationships within the *Hyperolius viridiflavus* complex, and comments on taxonomic status. *Amphibia-Reptilia*, **22**: 155-166.

Wilson, L. G., unpublished. – Discovery of a novel character involving the tympanic apparatus in five species of *Hyperolius*. Unpublished manuscript.

Corresponding editor: Alain Dubois

Appendix 1
Gazetteer

Important MRAC localities

Befale: 00°28'N, 20°58'E
Boende: 00°14'S, 20°50'E
Bokala: 03°08'S, 17°04'E
Bokuma: 00°06'S, 18°41'E
Boteka: 00°20'S, 19°07'E
Eala: 00°04'N, 18°20'E
Flandria: 00°20'S, 19°03'E
Kunungu: 02°06'S, 16°26'E
Ommamundu (terr. Lodja): 03°21'S, 23°16'E

ZMUC localities (collections Schiøtz)

Kokolopori: 00°15'S, 22°52'E. Dense secondary forest and farmbush in forest. Several localities within about 10 km distance visited (villages Yalokole and Yotemankusi).

Mabali: 00°53'S, 18°08'E. Dense secondary forest and farmbush in forest belt. Patches of partly flooded grassland. The old IRSAC station at the bank of Lac Tumba.

Monjuku: 01°35'S, 21°07'E. In Salonga North National Park.

Monkoto: 01°35'S, 20°40'E. Just outside Salonga South National Park.

N'Sele: 04°05'S, 15°03'E. North of Kinshasa. Very open farmland-savanna.

Nunga: 01°20'S, 21°15'E. In Salonga North National Park.

10 km North of Watsi Kengo, 00°46'S, 20°30'E. North of Salonga North National Park.

Reflections on the *Hyperolius nasutus* group (Anura, Hyperoliidae)

Arne Schiøtz

Humlehaven 2, 4571 Grevinge, Denmark
<arne@schiotz.dk>

Species delimitation, species characterization and nomenclature are confused and unsettled in the African *Hyperolius nasutus* group. A recent paper changing the nomenclature fundamentally, solely based on mating calls, is commented critically. The present paper claims that *H. lamottei* Laurent, 1958 should be maintained as a species separate from central African forms, that *H. viridis* Schiøtz, 1975 is not the same species as *H. viridis* sensu Channing et al. (2002), that the use of the name *H. acuticeps* Ahl, 1931 for the widespread savanna form is not so convincingly established that it justifies the dramatic change from the presently used name, *H. nasutus* Günther, 1865, and that the arguments for naming a central-western form *H. nasutus* rather than *H. adspersus* Peters, 1877 seem weak. Finally the name *H. benguellensis* (Bocage, 1893) seems synonymized on slender grounds. It is suggested that voice alone is not sufficient to characterize species in this group.

Introduction

The African *Hyperolius nasutus* group (Anura, Hyperoliidae) is very characteristic within the genus, consisting of small, slender, sharp-nosed frogs where both sexes are of the same size and where eggs are placed in water rather than above the water-line. In life, the frogs are translucent green, a colour which after preservation fades to white or light yellow.

The group consists of several species with a very similar morphology. A combination of morphological similarity, often very general original descriptions and, in several cases, loss of type specimens has contributed substantially to the present state of nomenclatural uncertainty. The problem is further compounded in that some characters, like call differences, ear anatomy, colour pattern, shape of snout and webbing suggest different species delimitation. Several recent papers have contributed to our knowledge, without reducing our confusion. Below, the proposed species delimitation and nomenclatural changes are commented upon.

History

Fifteen names have been used for members of the group of which many have at one time or another been synonymized. A list of these names is given in Amiet (2005).

POYNTON & BROADLEY (1987) recognized three species in the southern African savanna, *H. viridis* Schiøtz, 1975, *H. nasutus* Gunther, 1865 and *H. benguellensis* (Bocage, 1893), the latter being their name for SCHIOTZ' (1975) *H. granulatus* (Boulenger, 1901). SCHIOTZ (1999) concluded that the species distinction between *H. nasutus* and *H. benguellensis* based on morphology and pattern of preserved specimens seems too ill-defined and inconstant to necessitate the recognition of two species. However, the distinction between these two species, *H. nasutus* and *H. benguellensis*, was established by WILSON in an unpublished paper, based on anatomical differences of the tympanic apparatus.

SCHIOTZ & DAELE (2003) collected two species in Hillwood, north-western Zambia, sympatric but not syntopic and clearly distinguishable by their voice. They used the names *H. nasutus* and *H. benguellensis*.

AMIET (2005) in a study of the complex occurring in Cameroun, using voice, morphology and habitat preference, reached the conclusion that there are two species in that country. Amiet chose the name *H. igbettensis* Schiøtz, 1963 for the northern, savanna-living form to indicate it being conspecific with material from Nigeria to central Côte d'Ivoire, but he did not reject it being conspecific with one of the forms from the savanna further east and south in Africa. The other Cameronese species is found in clearings in the forest ("parasylvicolous" according to Amiet's terminology) in southern Cameroun and was given the name *H. adspersus* Peters, 1877 (type locality: Cabinda, Angola). Amiet's meticulous study revealed subtle differences in morphology between the two species in addition to significant differences in habitat preference and voice.

THE NOMENCLATURE OF CHANNING ET AL. (2002)

A profound revision of the nomenclature traditionally used in the group was published by CHANNING et al. (2002). Based on recordings of mating calls throughout Africa, they divided the complex in three species, *H. acuticeps* Ahl, 1931, *H. viridis* Schiøtz, 1975 and *H. nasutus* Günther, 1865, none of the three names being congruent with previous uses. Their distinction is based solely on the voices, disregarding morphological similarities and differences. They divided their material based on 3 call types ("A, B and C"). The most widespread savanna form with a call type A, in all recent literature termed *H. nasutus*, was given the name *H. acuticeps*. Instead the name *nasutus* was allocated to what I believe is an assemblage of species consisting of, or including, *H. lamottei* Laurent, 1958 and *H. adspersus* Peters, 1877 sensu AMIET (2005). The name *H. viridis* was used for what I believe is POYNTON & BROADLEY's (1987) and Wilson's *H. benguellensis* (Bocage, 1893), not *H. viridis* Schiøtz, 1975. The name *H. lamottei* was wrongly attributed to the species *nasutus* and the name *H. igbettensis* was (p. 96) placed as a synonym of *H. nasutus* in error (the call is of type A, not C, as stated on p. 96, correct in fig.3). These forms are discussed below.

CHANNING et al. (2002) proposed formal changes in nomenclature and gave detailed lists of synonyms. Several of these nomenclatural allocations can in my opinion be questioned since the only species character they use, the voice, is for obvious reasons only preserved for type material in extraordinary cases. Instead they use the principle of parsimony, which in my

opinion is fraught with danger in a group with several sympatric species of similar morphology. Perhaps the principle of least disturbance should rather be used.

I have only encountered call C in the samples from Hillwood (Zambia) termed *H. nasutus* in SCHIØTZ & DAELE (2003). My single confirmed sample of the voice of *H. benguellensis* from Hillwood is call type B (SCHIØTZ & DAELE, 2003, fig.2), all my remainder calls from Africa are of type A 2.

Hyperolius lamottei Laurent, 1958

H. lamottei Laurent, 1958 (type locality: between Zouguépo and Sérengbara, Guinea) is included in CHANNING et al.'s (2002) species *H. nasutus* based on the voice which, according to them, is of type C. The sonogram (SCHIØTZ, 1967: fig. 118-119; 1999: fig. 170), however, shows a voice of *lamottei* quite dissimilar in structure to their type C, with a large number of harmonics of almost equal energy which gives the voice a very characteristic acoustical quality, different from that of their call type C. A closer analyse of a call type C, namely AMIET's (2005) recording of his *H. adspersus* from Olembé (*H. nasutus* sensu CHANNING et al., 2002) does not disclose such a structure with many harmonics. The frequency intensity maximum of the voice from Olembé is 4.9 kHz, of *H. lamottei* 3.9 kHz (analysis kindly realized by Dr. T. Dabelsteen, Zoological Institute, Copenhagen University). My recorded voices of *H. lamottei* from both ends of the range, almost 1000 km apart (Freetown, Sierra Leone and Lamto, Côte d'Ivoire) are identical in structure.

The argument for *H. lamottei* and CHANNING et al's (2002: 97) *nasutus* being conspecific, rests partly on a citation from SCHIØTZ (1999), but is based on a misreading, as my comparison was with what I then termed *H. nasutus* (largely, Channing et al.'s *H. acuticeps*). The colour range of *H. lamottei* is actually quite distinct from that of the other members of the group, the alleged distribution of Channing et al's *H. nasutus* is strangely disjunctive if *H. lamottei* is included, and CHANNING et al.'s (2002: 97) information that this form in Côte d'Ivoire is a forest form is incorrect, as it is strictly a savanna species. RÖDEL & ERNST (2003) has therefore correctly re-established *H. lamottei* as a distinct species.

Hyperolius viridis Schiøtz, 1975

CHANNING et al.'s (2002) use of the name *H. viridis* Schiøtz, 1975 (type locality: 30 miles south-west of Mbeya, Tanzania) as one of their three recognized species may be based on a misidentification of their collected material. *H. viridis* is a species quite different in morphology from members of the *nasutus* group, in fact so different that it was originally (SCHIØTZ, 1975, 1999) not even considered belonging to the *nasutus* group and was not compared to that group, but only to *H. pusillus*. CHANNING et al.'s (2002) use of the name seems to be based not on an examination of the type material in the Zoological Museum of Copenhagen, but solely on their "voucher material" collected in the Sumbawanga district, close to the type locality of *H. viridis*. Such identification by locality should, however, be regarded with reservation since both *H. nasutus* and *H. benguellensis* (names sensu POYNTON & BROADLEY, 1987) occur in this general area in addition to *H. viridis*. Therefore, since they have been unable to distinguish

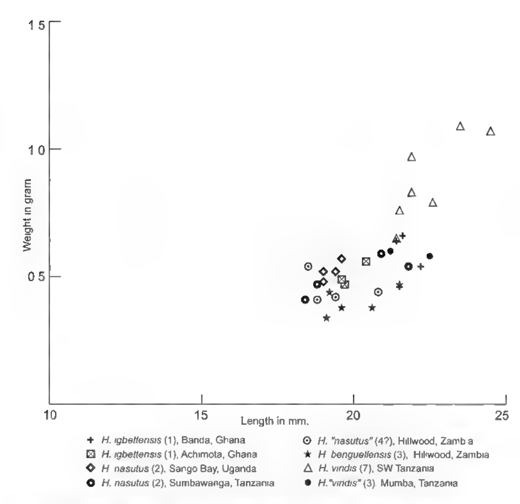


Fig 1. Snout-vent length in millimetres versus weight in gram of preserved animals. Numbers in brackets refer to the species numbers in table I

between living and preserved voucher specimens of *H viridis* and *H. acuticeps* collected side-by-side at Mumba" (Channing et al., 2002 92), it seems most likely that they have collected the two very similar (sometimes morphologically indistinguishable) species *H nasutus* and *H. benguellensis*, not the diverging *H. viridis*.

A major difference between *H viridis* and the *H nasutus* group is that the latter consist of slender frogs, *H viridis* being much more massive. This is difficult to express through measurements of body dimensions, instead I have attempted to express this feature through the weight of preserved animals (fig 1) There are several sources of error in such measurements, but I believe it is defendable when used for a comparison between taxa All specimens in figure 1 are males collected when calling, all were kept 10 12 hours in a plastic bag before

preservation so they have no stomach contents, and they have been preserved in 70 % alcohol without injection The weight of the attached museum numbers is deducted *H viridis* is clearly separate from the *H. nasutus* group, being only slightly larger but much heavier (fig. 1). This is not in agreement with CHANNING et al.'s (2002) description of their *H viridis*. No other taxa are distinctive in these features.

Alan Channing kindly sent me two males of "*H. viridis* sensu CHANNING et al , 2002" from Mumba, south-western Tanzania. By being slender and sharp-nosed (fig. 1-2), they differ clearly from the massive *H. viridis* Schiøtz, 1975. Furthermore, one of the specimens has very conspicuous paravertebral stripes in addition to the dorsolateral stripes, a distinguishing character for some, but not all, specimens of *H benguellensis* My conclusion is that the two specimens from Mumba is the same species as that called *H. benguellensis* by POYNTON & BROADLEY (1987) and by SCHIØTZ & DAELE (2003).

My recorded calls of *H viridis* (SCHIØTZ, 1975, 1999, and unpublished calls from north of Mbeya) are of type A (A2 in Channing et al.'s terminology), whereas the call of *H viridis* sensu Channing et al. is of type B (see CHANNING et al , 2002: fig. 1, compared with SCHIØTZ, 1975· fig. 111, 1999: fig. 396). Here it is significant that my calls of *H benguellensis* from Hillwood (SCHIØTZ & DAELE, 2003 fig. 2) are of type B and thus are in agreement with what CHANNING et al (2002) term *H viridis* with an alleged call B, but different from that of my *H viridis*.

Therefore, based on voice and morphology, I believe that *H viridis* sensu CHANNING et al (2002) is the same as *H benguellensis* sensu POYNTON & BROADLEY (1987) and SCHIØTZ & DAELE (2003), in which case the distribution of this species is much wider than that given by CHANNING et al (2002) for their *H viridis*, namely from south-western Uganda to Zimbabwe, Botswana, Caprivi Strip, Angola and southern République Démocratique du Congo, in many places sympatric with *H nasutus* sensu POYNTON & BROADLEY (1987) and in a limited area sympatric with *H. viridis*.

One of the two records of CHANNING et al. (2002) for *H viridis* is Hillwood (north-eastern Zambia), where the frogs, as in Mumba, were collected together with their *H. acuticeps* (see below, "the Hillwood mystery").

Hyperolius nasutus Günther, 1865

The name *H nasutus* Günther, 1865 (type locality. Duque de Braganca, Angola) has for the last 140 years been used for the most widespread and abundant savanicolous form This name is rejected for this widespread form by CHANNING et al. (2002) and the name *H nasutus* restricted to a western species. Concerning *H. nasutus* sensu Channing et al , the long list of synonyms (and even the name *nasutus*) should be critically scrutinized since four out of the six synonyms, including the name *H nasutus*, stand there "by parsimony" based on the assumption, without further proof, that *H nasutus* is a species confined to western central Africa and that other species, for instance the species called *H benguellensis*, are absent in the area. The only argument in several cases seems to be the "vicinity" to other records with or without known voices for instance *H benguellensis* was treated as a synonym of *H nasutus*, the argument being that it was "collected 800 km south of the type locality for *H nasutus* and we

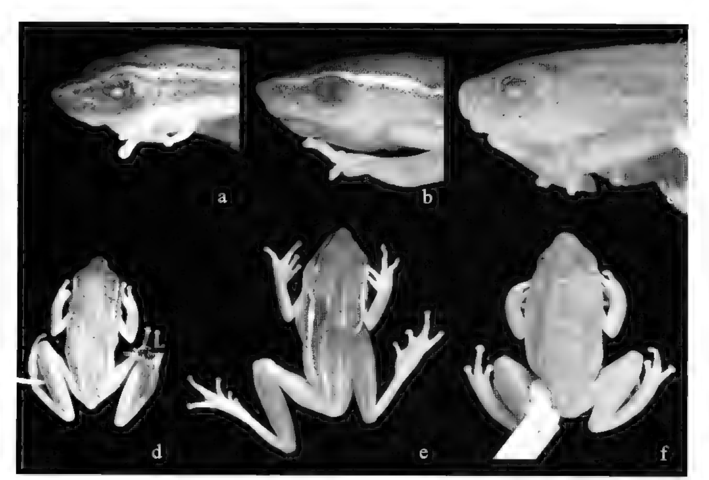


Fig. 2. – Lateral and dorsal views of specimens of *Hyperolius*. (a, d) *H. benguellensis* sensu SCHIØTZ & DAELE (2003), ZMUC R 076743, from Hilwood, Zambia. (b, e) *H.* "*viridis*" sensu CHANNING et al. (2002), ZMUC R 771392 (ex AC 2124), Mumba, Tanzania, Moyer leg. (c, f) *H. viridis* Schiøtz, 1975, ZMUC R 099491, holotype, south-western Mbeya, Tanzania.

Table 1. – Informal working list of presumed existing species in the *Hyperolius nasutus* group, and of *H. viridis* and *H. lamottei*. No formal nomenclatural proposals intended. Names in bold are those used by CHANNING & al. (2002). References to uses of names: A, AMIET (2005); C, CHANNING et al. (2002); L, LAURENT (1943); P&B, POYNTON & BROADLEY (1987); S75, SCHIØTZ (1975); S99, SCHIØTZ (1999); S&D, SCHIØTZ & DAELE (2003); W, WILSON (unpublished). *n.a.*, not applicable.

Species number	Names used	Call	Distribution	Remarks
1	*nasutus*: S99 (part) ***acuticeps***: C *igbettensis*: A	A2	Northern Cameroun to central Côte d'Ivoire	Probably conspecific with species 2
2	*nasutus* (part): P&B, S99, W ***acuticeps***: C	A2	Eastern-southern part of Africa	Probably conspecific with species 1
3	*granulatus* S75 *benguellensis* P&B (part), W, S&D ***viridis*** C	B	South-eastern Uganda to Zimbabwe to northern Botswana, Caprivi, Angola	Some specimens, paravertebral lines; inner ear reduced; well pigmented, pointed snout
4	***nasutus***: C (part), S&D (?) *adspersus*: A	C	Southern Cameroun, possibly to coastal Angola, north-western Zambia, Caprivi (?), Botswana (?)	The only parasylvicole in complex, distinct voice
5	*nasicus*: L	?	République Démocratique du Congo	Very sharp snout; status uncertain, possibly conspecific with species 3
6	*lamottei*: S99 ***nasutus***: C	*n.a.*	Western West Africa	Distinct call and colour pattern, western vicariant of species 1
7	*viridis*: S75, P&B, S99	(A2)	South-western Tanzania, eastern Zambia	Morphologically distinct from the *nasutus* group

assign it to this species" (CHANNING et al., 2002: 96). Wilson has established the occurence of what she calls *H. benguellensis* from Huila, Angola, just south-east of the type locality of *H. benguellensis*.

The widespread savanna form is called by CHANNING et al. (2002) *H. acuticeps* Ahl, 1931 instead of *H. nasutus* Gunther, 1865. The somewhat strange argument is that the alleged call type of *H. acuticeps* (type A) is unknown from western Angola, the type locality of *H. nasutus*. The argument may not be entirely convincing since no voices of any species of the *Hyperolius nasutus* group have been recorded from Angola! CHANNING et al. (2002) used instead the species name *nasutus* for a form with a call type C and a distribution on "the west coast of Africa ... and adjacent interior". The validity of their argument (and also their inclusion of *H. benguellensis* in the synonymy of *H. nasutus*) must hinge upon only one species of the *H. nasutus* group being present in Angola, which has not been demonstrated and seems unlikely. Although no recent collections have been made in Angola, it would seem reasonable to expect two savanicolous species there (sp. 2 and 3 according to table 1) and one parasylvicolous (sp. 4), meaning that drastic changes in nomenclature based on "vicinity" or "parsimony", and implicitly based on an assumption that only one species is present, should be treated with some reservation.

Whereas the call of the holotype of *H. nasutus* obviously cannot be known, at least part of Channing et al.'s records of *H. nasutus* are referable to what AMIET (2005) termed *H. adspersus* (see below).

My remark in SCHIØTZ & DAELE (2003) that our *H. nasutus* from Hillwood had a voice "similar to the voice elsewhere in the range" is incorrect. Our sample had a call type C

Hyperolius adspersus Peters, 1877

H. adspersus Peters, 1877 (type locality: Chinchoxo, Angola), the only parasylvicolous species in the complex, is, according to AMIET (2005), distributed from the southern (forested) half of Cameroun to coastal Gabon, south-western Republic of Congo (reported by LARGEN & DOWSETT-LEMAIRE, 1991, as *H.* aff. *nasutus*), lower République Démocratique du Congo and Cabinda (type locality), and probably coastal Angola down to 12°S. AMIET's (2005) *H. adspersus* is thus largely CHANNING et al.'s (2002) *H. nasutus* (excluding *H. lamottei*).

The possibility that SCHIØTZ & DAELE's (2002) frogs with call type C from north-western Zambia, which they referred to *H. nasutus*, are in fact Amiet's *H. adspersus*, cannot be excluded. Amiet has kindly examined a sample of our *H. nasutus* from north-western Zambia (AMIET, 2005: 303), and reached the conclusion that they are very similar in voice and body dimensions to his *H. adspersus*, but differ in being somewhat smaller – not a good species character in this group – and having a shorter snout. Our locality for this species in north-western Zambia could be regarded as a locality for a parasylvicolous fauna.

If *H. nasutus* sensu SCHIØTZ & DAELE (2002) from north-western Zambia is the same species as *H. adspersus* sensu AMIET (2005), it does expand the distribution considerably, but not unreasonably for a parasylvicolous species. Whether CHANNING et al.'s (2002) record of their *H. nasutus* from the Caprivi Strip and Okavango is the same ought to be investigated.

Hyperolius acuticeps Ahl, 1931

CHANNING et al. (2002) used the name *H. acuticeps* Ahl, 1931 (type locality: Konde-Nika, Tanzania) "since it appears most parsimonious", for what has hitherto been called *H. nasutus*, based on the type locality in an area where only call type A has been recorded but from where few recordings of members of the group are available. This is a bold move to change a name having been in common use for 140 years.

The many records in the literature of *H. nasutus* from Ethiopia and eastern and southern Africa were not specifically treated by CHANNING et al. (2002), but it can be implied by their maps that they should be referred to *H. acuticeps*.

Hyperolius benguellensis (Bocage, 1893)

Hyperolius benguellensis (Bocage, 1893) (type locality: Cahata, Benguella, Angola) remains an enigmatic species. If CHANNING et al.'s (2002) *H. nasutus* is the same as AMIET's (2005) parasylvicolous *H. adspersus*, and if *H. viridis*, both in Schiøtz' and in Channing's sense, has a very restricted distribution ("highlands linking the eastern and western Rift valleys in northern Zambia and southern Tanzania", according to CHANNING et al., 2002), there remains a question not addressed by CHANNING et al. (2002): what is the status and correct name for what has reasonably convincingly been established as a distinct species, called *H. benguellensis* by POYNTON & BROADLEY (1987) and WILSON (unpublished), with a wide distribution (maps in POYNTON & BROADLEY, 1991, and in WILSON, unpublished)?

POYNTON & BROADLEY's (1987) study left much doubt about the distinction between *H benguellensis* and their *H. nasutus*. SCHIØTZ (1999) was therefore reluctant to recognize the two species based on the rather inconstant distinguishing characters. WILSON (unpublished) seemed to point at an objective difference between them SCHIØTZ & DAELE (2003) were able to distinguish clearly between two species at Hillwood, but since their *H. nasutus* might be AMIET's (2005) *H. adspersus*, we still lack an authoritative comparison between the two widespread savanna species, *H nasutus* and *H. benguellensis* sensu Poynton & Broadley. SCHIØTZ & DAELE (2003) separated their two species from Hillwood (sympatric but apparently not syntopic) based on the voice, and showed that the "*benguellensis* character", light paravertebral stripes in addition to the dorsolateral stripes, is unsuited as a diagnostic character since it is only present in about 15 % of our material of males with *benguellensis* call. The voice, call B, and Wilson's ear character may be diagnostic for *H benguellensis*.

CHANNING et al (2002) included *H. benguellensis* (type locality: Cahata, Benguella, Angola) in the synonymy of *H nasutus* (type locality: Duque de Braganca, Angola) purely based on "proximity" (800 km!) of the type localities, but they did not discuss the status of the large quantity of material of *H benguellensis* from Botswana, Zambia, Malawi and Zimbabwe treated by POYNTON & BROADLEY (1987) and by WILSON (unpublished), the latter also including material from République Démocratique du Congo, Uganda and Angola. WILSON (unpublished) had unfortunately examined very few samples of the two species from East Africa. One of the samples of *H. benguellensis* examined by Wilson is from Huila (Angola), quite close to the type locality of that species, which may point at *H. benguellensis* being the correct name for the species (by parsimony!).

SCHIØTZ & DAELE's (2003) record of the voice of *H benguellensis* (call type B) seems to be the only record where the call has definitely been correlated with pattern, webbing and with Wilson's own examination of the inner ear in our sample (Wilson, personal communication)

My photo of a typical *H benguellensis* with paravertebral stripes (SCHIØTZ, 1975, fig. 98, 1999: fig. 164) was referred to *H acuticeps* by CHANNING et al (2002, 96)

Hyperolius nasicus Laurent, 1943

H nasicus Laurent 1943 (type locality: Kasiki, Marungu, République Démocratique du Congo) has not been mentioned in the literature recently In the Royal Museum of Central Africa, Tervuren I found a few samples from République Democratique du Congo identified by Laurent as that species (or *H nasutus nasicus*). The type material from north-eastern Congo has a very pointed, shark-like snout The four half-grown paratypes of *H nasicus* from the type locality have retained conspicuous white dorsolateral lines after preservation, unusual for the *H nasutus* group since the light stripes normally tend to disappear when the green ground colour vanishes after preservation The male holotype (snout-vent length 23 4 mm) of *H nasicus* is unstriped. I feel that *H nasicus* should be compared to *H benguellensis* which also has a pointed snout and so much pigmentation that the light dorsolateral stripes often are visible after preservation *H nasicus* is further discussed in SCHIØTZ (2006).

The Hillwood mystery

Hillwood in Mwinilunga district (north-western Zambia) is a well-investigated locality. It has provided material of two species treated by Schiøtz & Daele (2003) as *H. nasutus* and *H. benguellensis*, and by Channing et al. (2002) as *H. acuticeps* and *H. viridis*. The actual collecting localities seem to be the same: when Schiøtz and Daele visited Hillwood in 1999, we were shown the localities where Channing and Drewes had collected their material a few years previously ("Pauls fishpond" and a small inundated meadow on the way to the guest-huts).

A direct comparison between our observations and those of Channing et al. (2002) is complicated by Schiøtz and Daele finding call types B ("*benguellensis*") and C ("*nasutus*"), whereas Channing and Drewes in allegedly the same two localities found call types B ("*viridis*") and A ("*acuticeps*"). Channing et al.'s (2002) call types A and B may, to judge from their descriptions and published sonograms, be easy to confuse but type C seems quite unmistakable.

Conclusion

Voice alone may not be sufficient to characterize species in the *Hyperolius nasutus* group, and voice in combination with the principle of parsimony is insufficient to allocate names to species, considering several cases of sympatric occurrence and considering that the voice of type material is only known in two cases (species 1 and 7, table 1).

There seem to be between five and seven species in the group (table 1).

Species 6 and 7 seem well defined and their names (*H. lamottei* and *H. viridis*) established.

Species 4 is well-defined by non-morphological characters (voice and habitat). The name *H. adspersus* is not certain.

Species 1 and 2 may be conspecific, their nomenclature is unsettled.

Species 3 and 5 are badly defined, especially in relation to species 2, and incompletely known.

Although members of the *Hyperolius nasutus* group are abundant and easy to collect, we lack material from many areas, for instance the savanna between Cameroun and Ethiopia and from Angola and southern République Democratique du Congo, and we lack recordings from even more areas. In this connection it should be mentioned that all the authors' recordings are placed at the Library of Natural Sounds, Cornell University, and at the Zoological Museum, Copenhagen.

Nomenclatural changes in the *Hyperolius nasutus* group should be based on a broad spectrum of morphological and non-morphological characters, including the voice, and on studies of DNA.

ACKNOWLEDGEMENTS

J.-L. Amiet, J. C. Poynton and B. Clarke are thanked for constructive comments to stages of the manuscript, and J. C. Poynton and A. M. Richardy Warfield for an overhaul of the language. Birgitte Rabæk and Geert Brovad produced the illustrations.

LITERATURE CITED

AMIET, J.-L., 2005. – Les *Hyperolius* camerounais du groupe d'*H. nasutus*. *Rev. suisse Zool.*, **112** (1): 271-310.

CHANNING, A., MOYER, D. & BURGER, M., 2002. – Cryptic species of sharp-nosed reed frogs in the *Hyperolius nasutus* complex: advertisement call differences. *African Zoology*, **37** (1): 91-99.

LARGEN, M. J. & DOWSETT-LEMAIRE, F., 1991. – Amphibians (Anura) from the Kouilou River basin, Rép. Congo. *Tauraco Res. Rep.*, **4**: 145-168.

LAURENT, R. F., 1943. – Les *Hyperolius* du Musée du Congo. *Ann. Mus. Congo belge*, (1), **4** (2): 61-140.

POYNTON, J. C. & BROADLEY, D. G., 1987. – Amphibia Zambesiaca 3. Rhacophoridae and Hyperoliidae. *Ann. Natal Mus.*, **28** (1): 161-229.

---- 1991. – Amphibia Zambesiaca 5. Zoogeography. *Ann. Natal Mus.*, **32**: 221-277.

RODEL, M.-O. & ERNST, R., 2003. – The amphibians of Marahoue and Mt. Peko National Parks, Ivory Coast. *Herpetozoa*, **16**: 23-39.

RÖDEL, M.-O., LAMPERT, K. P. & LINSENMAIER, K. E., 2006. – Reproductive biology of the West African savannah frog *Hyperolius nasutus*. *Herpetozoa*, **19** (1-2): 3-12.

SCHIØTZ, A., 1975. – *The treefrogs of Eastern Africa*. Copenhagen, Steenstrupia: 1-232.

---- 1999. – *Treefrogs of Africa*. Frankfurt am Main, Chimaira: 1-352.

---- 2006. – Notes on the genus *Hyperolius* in central Republique Democratique du Congo. *Alytes*, **24** (1-4): 40-60.

SCHIØTZ, A. & DAELE, P. VAN, 2003. – Notes on the treefrogs of North-Western province, Zambia. *Alytes*, **20** (3-4): 137-149.

WILSON, L. G., unpublished. – Discovery of a novel character involving the tympanic apparatus in five species of *Hyperolius*. Unpublished manuscript.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

Alytes, 2007, **24** (1-4): 72-90.

Les Amphibiens du Togo: état actuel des connaissances[1]

Gabriel Hoinsoudé SEGNIAGBETO* **, Joseph Essô BOWESSIDJAOU*, Alain DUBOIS** & Annemarie OHLER**

* Département de Zoologie et Biologie animale, Faculté des Sciences, Université de Lomé, BP 1515, Lomé, Togo
<h_segniagbeto@yahoo.fr>, <ebowessi@caramail.com>
** Vertebrés, Reptiles & Amphibiens, USM 0602 Taxonomie & Collections, Département de Systématique & Evolution, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
<adubois@mnhn.fr>, <ohler@mnhn.fr>

In a monograph on the biodiversity of Togo, thirty-nine species of amphibians were listed for the country. We present in this paper a more complete list of the amphibian species recorded from Togo based on the published data available. We remove from the list ten species whose statute or presence in Togo is dubious: *Amnirana occidentatlis, Hyperolius laticeps, H. marmoratus, H. occidentalis, H. parallelus, Ptychadena taenioscelis, Phrynobatrachus latifrons, Conraua alleni, Bufo superciliaris* and *Werneria preussi*. Twenty additional species are included in the new list : *Arthroleptis poecilonotus, Afrixalus vittiger, A. weidholzi, Hyperolius guttulatus, H. nitidulus, H. sylvaticus, Kassina cassinoides, K fusca, Leptopelis bufonides, L hyloides, Phrynobatrachus calcaratus, P.* aff. calcaratus, *P. francisci, P. gutturosus, P. plicatus, Hildebrandtia ornata, Ptychadena aequiplicata, P. tellinii, P. tournieri, P. trinodis.* Species distribution over the whole country indicates that the ecological zone IV (meridional part of the country) has a highest species richness compared to the four other ecological zones. However, these results remain still preliminary and more research is now under way on all of the herpetological fauna of Togo.

INTRODUCTION

Le Togo est situé dans le Golfe de Guinée en Afrique de l'ouest (fig 1). Il est constitué d'une bande de terre localisée entre les 6e et 11e parallèles Nord et les 0 et 2 degrés de longitude Est. Le pays s'étend du nord au sud sur 660 km et de l'est à l'ouest sur 50 km au niveau de la côte Sa largeur est de 120 km entre les 7e et 8e parallèles Nord Son relief est peu accidenté, exceptée la chaîne de l'Atakora qui traverse en écharpe le pays du sud ouest au nord-est, avec des sommets parfois de plus de 900 m dans la partie meridionale de la chaîne Des peneplaines d'altitude variant entre 100 et 400 m se distinguent au nord, au centre et au sud du pays.

1 Communication présentée lors de la table ronde "Systematique et diversité des Amphibiens" organisée par l'ISSCA et tenue à l'Université d'Angers (France) le 3 fevrier 2006

Depuis l'époque coloniale, des travaux ont été consacrés à la faune togolaise, mais ils restent toujours très fragmentaires et cette faune demeure de nos jours encore peu connue. En ce qui concerne le cas particulier des Amphibiens, les quelques rares publications disponibles datent de l'époque de la colonisation allemande (WERNER, 1898; AHL, 1924, 1931), et depuis lors aucun inventaire systématique n'a été réalisé. Dans les années 1970, des travaux ont été réalisés sur les Amphibiens du Togo (HULSELMANS, 1972, BOURGAT, 1979, KULO, 1981; BOURGAT et al., 1996), mais ils portaient essentiellement sur les parasites d'Amphibiens (Trématodes, Polystomes, etc.). Tout récemment, les travaux réalisés dans le cadre de la monographie sur la biodiversité (ANONYME, 2002), indiquent la présence de 39 espèces d'Amphibiens au Togo. Dans ce rapport à la rédaction duquel l'un d'entre nous (J.E.B.) a participé, il est mentionné que des travaux de terrain ont été entrepris, mais l'essentiel des résultats est basé sur une compilation des données bibliographiques. Les objectifs de ce rapport de monographie dont les travaux ont duré au moins deux ans étaient de fournir une liste des composantes de la biodiversité du Togo, les menaces qui pesent sur cette biodiversité et des propositions de stratégies de conservation. Cependant, en ce qui concerne la faune, l'absence d'une documentation fournie et l'insuffisance de la maîtrise de la systématique des Amphibiens en particulier ont conduit à de nombreuses confusions d'ordre taxinomique (synonymie). Par exemple, des espèces nominales actuellement considérées comme des synonymes figurent sur la liste, ainsi que d'autres dont la zone de distribution concerne l'Afrique centrale, orientale et australe. Nous avons également relevé des espèces dites endémiques au Togo alors qu'elles présentent une distribution plus vaste dans la sous-région.

Pour remédier à cette insuffisance de données, nous nous proposons de fournir une liste plus complète des espèces d'Amphibiens recensées jusqu'ici au Togo. Malgré nos recherches bibliographiques, il est possible que ce travail ne soit pas absolument exhaustif, certaines publications ayant pu nous échapper. Cet article constitue le début d'un long processus que nous voulons engager sur l'inventaire de l'herpétofaune dans le pays. Dans ce travail nous nous proposons non seulement d'apporter une amélioration au rapport national de la monographie sur la biodiversité, mais également des eléments de reponse aux futurs programmes de réhabilitation et de gestion des aires protégées au Togo et aussi aux stratégies de conservation de la biodiversité.

Le présent travail est basé sur les recherches bibliographiques concernant les Amphibiens dans la sous-région ouest-africaine. Nous présentons deux listes d'espèces d'Amphibiens: la première concerne celles dont la présence a été signalée au Togo, et la deuxième celles dont la presence dans le pays est probable, étant donnée leur distribution connue. Pour élaborer cette dernière liste, nous n'avons considéré que les espèces signalées à la fois en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Bénin et au Nigeria (fig. 1). Les numéros de collection des spécimens des différentes espèces provenant du Togo et répertoriés comme présents dans divers musées européens et américains sont précisés.

Étant donné que ce travail est une compilation des données bibliographiques, il serait trop long de citer ici toutes les références utilisées. Il est intéressant de préciser que deux types de données bibliographiques ont été exploités au cours de ce travail.

Les premières ont permis de recenser les espèces d'Amphibiens signalées jusqu'à présent au Togo. Nous pouvons citer entre autres WERNER (1898), AHL (1924*a*, 1931), SCHIØTZ (1963, 1999), BOURGAT (1979), OHLER (1996), OHLER & KAZADI (1989), LAMOTTE & OHLER (1997),



Fig. 1. – Présentation du Togo et des zones écologiques du pays. Zone I: zone de plaines du nord, climat tropical avec une saison des pluies de juin à octobre et une saison sèche de novembre à mai (six à sept mois écologiquement secs), correspondant essentiellement aux savanes soudaniennes. Zone II: zone des montagnes du nord, climat marqué de type soudano-guinéen d'altitude avec des nuits assez fraîches, une saison pluvieuse (avril-octobre) et une saison sèche (octobre-mars) marquée par l'harmattan, domaine de mosaïque de forêts denses sèches et de savanes. Zone III: zone des plaines du centre, climat marqué par une saison des pluies et une saison sèche de 4 mois au moins, domaine des savanes boisées guinéennes. Zone IV: zone méridionale des monts du Togo, climat subéquatorial de transition caractérisé par une grande saison pluvieuse (mars-octobre) interrompue par une légère diminution en août ou en septembre, domaine des forêts denses semi-calducifoliées. Zone V: plaine côtière du sud Togo, climat subéquatorial marqué par un déficit pluviométrique (800 mm/an à Lomé).

Rödel (2000), Rödel & Branch (2002), Akani et al. (2004), Leaché et al. (2006) et Nago et al. (2006). Trois de ces contributions nous ont été particulièrement utiles pour établir cette liste. La première est celle de Bourgat (1979) qui a présenté une liste d'espèces d'Amphibiens dont les spécimens ont été disséqués pour l'étude des Trématodes d'Amphibiens du Togo. Les deux autres sont celles de Rödel & Agyei (2003) et Leaché et al. (2006). La zone d'étude considérée par ces auteurs est centrée sur la zone forestière entre le Togo et le Ghana, mais elle comporte également la zone montagneuse à forêt dense sèche qui s'étend de la latitude de Sotouboua-Sokodé à celle de Défalé. Si nous nous référons aux travaux de Ern (1979), sont incluses dans cette zone d'étude toute la zone écologique IV et toute la partie ouest de la zone écologique II du Togo. Nous avons par ailleurs considéré les travaux de Nago et al. (2006) pour la distribution des espèces dans la zone nord du Togo.

Le deuxième type de données bibliographiques concerne la phylogénie et la taxinomie suivies dans cet article. Il s'agit principalement de Boulenger (1906), Laurent (1951, 1961, 1972), Amiet (1972) et Dubois (1992, 2005). Les relations phylogénétiques publiées par Frost

et al. (2006) sont dans les grandes lignes en accord avec la classification proposée par Dubois (2005) bien que Frost et al. (2006) aient adopté une attitude plus "diviseuse" ("splitter"), ce qui les a amenés à elever plusieurs sous-familles de Dubois au rang de familles. Le travail de Bossuyt et al. (2006) sur les relations phylogénétiques des Ranidae aboutit à une taxinomie voisine de celle de Dubois (2005). Nous utilisons ici cette dernière classification, qui reste provisoire car de nouveaux travaux en cours y apporteront certainement des modifications.

Habitats

La position géographique du Togo permet de rencontrer du sud au nord une diversité d'ecosystèmes allant des graminées côtières aux forêts denses de type subéquatorial de transition, et finissant par la savane soudanienne. Selon Ern (1979), on distingue sur le plan botanique cinq zones écologiques au Togo (fig. 1). Du nord au sud on rencontre d'abord la zone I ou domaine des savanes soudanaises dominées par des Légumineuses Mimosoidae (*Acacia* spp.) ou des Combretaceae (*Terminalia* spp., *Combretum* spp.), des forêts sèches à *Anogeissus*, des forêts galeries et par endroits des prairies autour des mares temporaires ou permanentes. La zone II est constituée des massifs de collines partiellement couvertes de forêts sèches denses, sèches et des forêts claires. La zone III ou zone des savanes guineennes est caractérisée par une flore relativement variée, dominée par des Combretaceae et des Andropogonae. La zone IV correspond à la partie méridionale du pays. Elle est caractérisée par un climat subéquatorial et dominée par de véritables forêts denses semi-décidues. La zone V correspond au littoral avec des formations vegétales très dégradées constituées de bosquets littoraux, de prairies halophiles ou marécageuses et de mangrove. Cette diversité des écosystèmes floristiques est propice à l'existence d'une grande diversité d'espèces animales, dont les Amphibiens, animaux inféodés pour la plupart à des habitats caractéristiques.

Abréviations

MCZ: Museum of Comparative Zoology, Harvard, Cambridge, USA.
MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
NHMW: Naturhistorisches Museum, Wien, Autriche.
PEM: Port Elizabeth Museum, Port Elizabeth, Afrique du Sud.
ZMB: Zoologisches Museum, Berlin, Allemagne.
ZMUC: Zoological Museum, Copenhague, Danemark.

Espèces d'Amphibiens signalées du Togo

Ordre Anura

Famille *Brevicipidae* Bonaparte, 1850

Sous-famille *ARTHROLEPTINAE* Mivart, 1869

Arthroleptis brevipes Ahl, 1924. L'holotype décrit par AHL (1924*a*: 252) a été collecté à Bismarckburg au Togo. Les spécimens sont conservés au ZMB. Depuis lors, aucun travail d'inventaire n'a signalé la présence de cette espèce dans la région. Tout récemment, RÖDEL & AGYEI (2003) ont collecté des specimens d'espèces appartenant à la sous-famille des Arthroleptinae dans la région de "Togo-Volta highlands". Selon les auteurs, ces spécimens appartiennent à une espèce différente de *A. brevipes* RÖDEL et al (2005) confirment que les specimens collectés en 2003 sont différents de *A brevіceps* et ne presentent aucune similitude avec les autres espèces de la même famille présentes dans la sous-région ouest-africaine.

Arthroleptis poecilonotus Peters, 1863. Cette espèce a été signalée par BOURGAT (1979: 598) dont les spécimens ont eté disséqués pour l'etude des Trématodes d'Amphibiens du Togo. LEACHÉ et al (2006) ont rapporté la présence de l'espèce dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana Néanmoins de nombreux doutes subsistent dans la taxinomie du genre *Arthroleptis* en Afrique de l'ouest (RÖDEL & AGYEI, 2003, RÖDEL & BANGOURA, 2004, RÖDEL et al., 2005; LEACHÉ et al., 2006) L'espèce a été signalée en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Bénin et au Nigeria (RÖDEL, 2000: 181). *A poecilonotus* est une espèce de savane ouest-africaine, caractéristique des galeries forestières. D'autres especes d'*Arthrolpetis* seraient présentes dans la chaine d'Atakora au nord du Bénin (NAGO et al., 2006).

Sous-famille *HEMISOTINAE* Cope, 1867

Hemisus marmoratus (Steindachner, 1863) Selon RÖDEL (2000), l'espèce a éte signalée en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Bénin et au Nigeria. Elle a été citee comme faisant partie de la faune d'Amphibiens de la région "Togo-Volta highlands" (RÖDEL & AGYEI, 2003; LEACHÉ et al., 2006 29). Par ailleurs, deux spécimens mâles du genre *Hemisus* ont été capturés au cours des mêmes travaux sans toutefois préciser s'il s'agit de l'espèce *H. marmoratus*. Dans la monographie sur la biodiversité du Togo (ANONYME, 2002), *Hemisus sudanense* Steindachner, 1864, synonyme de *Hemisus marmoratus* (Steindachner, 1863) selon LAURENT (1972. 29), a été recensé. BOURGAT (1979), dans ses travaux sur les Trématodes, a disséqué des specimens de l'espèce qu'il a récoltés au Togo

Sous-famille *HYPEROLIINAE* Laurent, 1943

Afrixalus dorsalis (Peters, 1875) – SCHIØTZ (1999 48), RÖDEL & AGYEI (2003 221) et LEACHÉ et al (2006: 29) ont indiqué la presence de l'espèce dans la zone écologique IV du Togo. L'espece figure également sur la liste des espèces dont les spécimens ont été disseques par BOURGAT (1979). Les travaux de la monographie sur la biodiversité indiquent la présence de l'espèce au Togo (ANONYME, 2002).

Afrixalus vittiger (Peters, 1875) Cette espèce a été recensee par RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al (2006) au cours des travaux le long de la frontière entre le Togo et Ghana. Elle a été également signalée au Togo par BOURGAT (1979) et au nord du Benin par NAGO et al. (2006)

Afrixalus weidholzi (Mertens, 1938). – Les travaux de LEACHÉ et al. (2006: 29) indiquent pour la première fois la présence de cette espèce dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana. L'espèce est signalée au nord du Bénin (NAGO et al., 2006). Elle présente une distribution géographique depuis le Sénégal jusqu'au Centre-Afrique (RÖDEL, 2000).

Hyperolius baumanni Ahl, 1931. – L'holotype MCZ 17627 décrit par AHL (1931) a été collecté à Missahohoé (Kpalimé), dans la zone forestière du Togo. SCHIØTZ (1999: 117) a confirmé la validité de ce taxon. RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006: 29) ont indiqué la présence de l'espèce dans la zone de contact entre le Togo et le Ghana.

Hyperolius concolor (Hallowell, 1844). – AHL (1931) a décrit des spécimens provenant de Missahohoé (zone forestière du Togo) sous quatre noms distincts: *Hyperolius depressus*, *Hyperolius moseri*, *Hyperolius narinus* et *Hyperolius togoensis*. Selon LAURENT (1951, 1958, 1961), ces quatre espèces nominales sont toutes synonymes de *Hyperolius concolor* (Hallowell, 1844). L'espèce présente une large distribution dans les zones forestières ouest-africaines depuis la Sierra Léone jusqu'au sud du Cameroun (SCHIØTZ, 1999: 105, RÖDEL, 2000: 194). Selon LAURENT (1961), les spécimens de AHL (1931) sont en collection sous les numéros MCZ 17639, ZMB 36088, 36090, 36092 et 36113. BOURGAT (1979), RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) ont également signalé la présence de l'espèce au Togo.

Hyperolius fusciventris Peters, 1876. – Les types de l'espèce (spécimens ZMB 36104) en provenance de "Klein-Popo" ou Petit-Popo (actuellement Anécho, au Togo) ont été décrits par AHL (1931) sous le nom de *Hyperolius rosaceus*, synonyme de *H. fusciventris* selon LAURENT (1961: 69). Cette espèce est représentée au Togo par la sous-espèce *Hyperolius fusciventris burtoni* (Boulenger, 1883) (SCHIØTZ, 1963: 66; RÖDEL, 2000 et RÖDEL & AGYEI, 2003). Elle a été recensée depuis l'ouest du Ghana à l'est du Nigeria (SCHIØTZ, 1967). LEACHÉ et al. (2006) ont recensé cette sous-espèce dans la région de la Volta au Ghana. Elle figure sur la liste des espèces d'Amphibiens dont les spécimens ont été disséqués par BOURGAT (1979: 598) pour l'étude des Trématodes du Togo.

Hyperolius guttulatus Günther, 1859. – RÖDEL & AGYEI (2003) ont indiqué la présence de l'espèce dans les zones écologiques II et IV du Togo. *H. guttulatus* figure sur la liste des espèces d'Amphibiens dont les spécimens ont été analysés par BOURGAT (1979) pour l'étude des Trématodes du Togo. L'espèce a été également identifiée en Côte d'Ivoire, au Ghana et au Nigeria.

Hyperolius nasutus Günther, 1865. – L'espèce présente une large distribution dans les zones de savane guinéenne de l'Afrique de l'ouest, du centre et du sud. Les travaux de RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) ont établi sa présence dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana. Des spécimens de l'espèce ont été exploités par BOURGAT (1979) dans l'inventaire des Trématodes du Togo. Deux publications récentes ont discuté sur la taxinomie des grenouilles rapportées à ce taxon (CHANNING et al., 2002; AMIET, 2005). Cependant, le statut taxinomique de ce groupe ne peut pas être considéré comme suffisamment résolu par ces travaux. Nous continuons à nommer les grenouilles de ce groupe comme *H. nasutus* selon SCHIØTZ (1999) et RÖDEL (2000).

Hyperolius nitidulus Peters, 1875. – Très commune en Afrique de l'ouest, l'espèce a été recensée par RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) dans la région de la Volta entre le Togo et le Ghana. BOURGAT (1979) a également signalé la présence de l'espèce au Togo.

Hyperolius sylvaticus Schiøtz, 1967. – Cette espèce présente une distribution dans la sous-région ouest-africaine. Elle a été citée comme faisant partie des espèces d'Amphibiens de la région de la Volta entre le Togo et le Ghana (Rödel & Agyei, 2003). Elle a également été signalée recemment au Bénin (Nago et al., 2006). Nous présumons sa présence probable au Togo.

Hyperolius torrentis Schiøtz, 1967. – Les spécimens-types (ZMUC R074376) decrits par Schiøtz (1967: 218) proviennent de Akwakpim (Togo), dans la zone forestière (zone écologique IV) adjacente avec le Ghana. Des spécimens de l'espèce récoltés au Togo ont été analysés par Bourgat (1979) pour l'étude des Trématodes. Cette espèce longtemps considérée comme endémique de la zone forestière entre le Togo et le Ghana (Schiøtz, 1967; Rödel & Agyei, 2003, Leaché et al., 2006) a été signalée dans les forêts de refuge au nord du Bénin (Nago et al., 2006). Il est probable qu'elle présente une distribution plus large.

Kassina cassinoides (Boulenger, 1903). – Cette espèce a été signalée au Togo par Bourgat (1979). Elle est commune dans les savanes ouest-africaines. Elle a été signalée en Côte d'Ivoire et au Ghana (Rödel, 2000: 255) et au nord du Bénin (Nago et al., 2006).

Kassina fusca Schiøtz, 1967. – Tout comme pour *Kassina cassinoides*, c'est Bourgat (1979) qui a signalé la présence de cette espèce au Togo. Elle est exclusivement savanicole et signalée dans les autres pays de la sous-region (Rödel, 2000: 258).

Kassina senegalensis (Duméril & Bibron, 1841). – L'espèce a été recensée par Rödel & Agyei (2003) et Leaché et al. (2006) dans la zone de contact entre le Togo et le Ghana. Bourgat (1979) l'a aussi signalée de Lomé au Togo. *Kassina senegalensis* présente une large distribution dans toutes les savanes africaines (Schiøtz, 1999: 233).

Sous-famille *Leptopelinae* Laurent, 1972

Leptopelis bufonides Schiøtz, 1967. – Cette espèce a été signalée au Togo par Bourgat (1979). Selon Rödel (2000: 192), elle est caractéristique des savanes ouvertes. Elle a été signalee au Ghana et au Nigeria et tout récemment au Bénin (Nago et al., 2006).

Leptopelis hyloides (Boulenger, 1906). – L'espèce est fréquente dans les forêts galeries en Afrique de l'ouest (Schiøtz, 1999: 253). Elle a été signalée dans la zone forestière entre le Ghana et le Togo (Rödel & Agyei, 2003, Leaché et al., 2006: 31). Cette espèce présenterait des problèmes d'ordre taxinomique (Rödel & Branch, 2002).

Leptopelis viridis (Günther, 1869). – La présence de l'espèce au Togo a été signalee par Ahl (1924*a*, 1929). Les holotypes de *Leptopelis nanus* Ahl, 1924 et de *Leptopelis togoensis* Ahl, 1929, noms synonymes de *Leptopelis viridis* (Günther, 1869) selon Parker (1936: 97), ont ete decrits a partir de specimens collectés à Mango au Togo, conservés au ZMB. Bourgat (1979) a travaille sur des spécimens de l'espèce collectes au Togo. Rödel & Agyei (2003) et Leaché et al. (2006) ont signale la présence de cette espece dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana.

Famille *Bufonidae* Gray, 1825

Bufo maculatus Hallowell, 1854. – Cette espece est relativement abondante dans la région de Kloto (Kpalimé) (Pujol & Exbrayat, 2002). Elle a également eté signalée par Rödel &

AGYEI (2003. 47) et LEACHÉ et al (2006) dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana RÖDEL (2000) a indiqué une distribution de l'espèce dans les zones forestières de toute l'Afrique de l'ouest, centrale ainsi qu'en Afrique de l'est.

Bufo pentoni Anderson, 1893. L'espèce a été citée au Togo dans la monographie sur la biodiversité (ANONYME, 2002). Des parasites du genre *Eupolystoma* ont été récoltés sur des spécimens de *Bufo pentoni* collectés à Dapaong au Togo (BOURGAT et al. 1983), qui ont été déposés au MNHN sous les numéros MNHN 1980.1145-1148. Selon les travaux de RÖDEL (2000. 62), *B. pentoni* présente une distribution dans les savanes soudanniennes dans toute l'Afrique de l'ouest, en Afrique de l'est (Egypte, Erythrée) et même au Moyen-Orient (Yémen).

Bufo regularis Reuss, 1833. – Cette espèce est largement répartie en Afrique, en particulier en Afrique de l'ouest, du centre et du nord-est (HULSELMANS 1970; SALAMI-CADOUX, 1979). PUJOL & EXBRAYAT (1987, 2002) ont étudié la reproduction de l'espèce en utilisant des spécimens collectés à Lomé et Kpalimé au Togo. L'espèce a été également signalée au Togo par BOURGAT (1979), RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006).

Bufo togoensis Ahl, 1924. – L'holotype décrit par AHL (1924*a*. 253) a été récolté à Bismarckburg dans la Région d'Adélé (zone IV du Togo) BOURGAT (1979) a travaillé sur les spécimens qu'il a récoltés au Togo. L'espèce a été longtemps considérée comme endémique du Togo. Les travaux de RÖDEL & BRANCH (2002) ont établi la présence de l'espèce dans la région de la Haute Dodo (ouest ivoirien) (spécimens PEM A 7903, A 7919-7920). L'espèce présente en réalité une distribution ouest-africaine plus large. Elle a été signalée au Ghana, en Guinée, au Liberia et en Sierra Leone Elle est souvent confondue avec *B. latifrons* ou *B. camerunensis* qui présentent une distribution en Afrique centrale (RÖDEL & BANGOURA, 2004).

Famille *MICROHYLIDAE* Günther, 1858 (1843)

Sous-famille *PHRYNOMERINAE* Noble, 1931

Phrynomantis microps Peters, 1875. Selon RÖDEL (2000: 273), des spécimens ont été récoltés dans toute l'Afrique de l'ouest et du centre, y compris le Togo. Dans ses travaux sur les Trématodes d'Amphibiens du Togo, BOURGAT (1979) a signalé l'espèce sous le nom *Phrynomerus microps*, mais DUBOIS (1988) a établi que le nom valide de l'espece est *Phrynomantis microps* Peters, 1875, le nom générique *Phrynomerus* proposé par NOBLE (1926) étant un synonyme objectif plus récent de *Phrynomantis* Peters, 1867

Famille *PIPIDAE* Gray, 1825

Sous-famille *DACTYLETHRINAE* Hogg, 1838

Silurana tropicalis Gray, 1864. L'espèce est largement répandue dans les forêts humides et les savanes en contact avec les zones de forêt ou les galeries forestieres en Afrique. Sa présence est signalée en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Togo, au Benin, au Nigeria et au Burkina Fasso (RÖDEL, 2000 40) BOURGAT (1979) a signalé l'espèce sous le nom *Xenopus tropicalis*, mais selon CANNATELLA & TRUEB (1988) cette espèce doit être placee dans le genre *Silurana* Gray, 1864.

Xenopus muelleri (Peters, 1844). - L'espèce présente une large distribution dans toute l'Afrique sud-saharienne. Elle a été signalée au Togo par BOURGAT (1979) et dans la monographie sur la biodiversité (ANONYME, 2002). Elle est connue dans les autres pays de la sous-région comme la Côte d'Ivoire, le Ghana, le Bénin et le Nigeria (RÖDEL, 2000, 42).

Famille *RANIDAE* Rafinesque-Schmaltz, 1814

Sous-famille *CONRAUINAE* Dubois, 1992

Conraua derooi Hulselmans, 1972. - Les specimens décrits par HULSELMANS (1972) ont été collectés dans la forêt de Missahohoe dans la région de Kloto au Togo. Au cours des travaux de RÖDEL & AGYEI (2003: 224) et de LEACHÉ et al. (2006), des spécimens de l'espèce provenant aussi de Missahohoé ont été examinés. BOURGAT (1979) et KULO (1980) ont également signalé la présence de l'espece au Togo. Des parasites ont été identifies sur des spécimens collectés dans la zone écologique IV du pays.

Sous-famille *DICROGLOSSINAE* Anderson, 1871

Hoplobatrachus occipitalis (Gunther, 1859). - L'espèce présente une large distribution dans toute l'Afrique, de l'Afrique du Nord (Algérie, Libye) jusqu'au Mozambique et en Angola. Sa présence au Togo a été signalée par RÖDEL (2000), ANONYME (2002), RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006). Les travaux de BOURGAT (1979, 601) indiquent une distribution de l'espèce sur l'ensemble des zones écologiques du pays.

Sous-famille *PHRYNOBATRACHINAE* Laurent, 1941

Phrynobatrachus accraensis (Ahl, 1925). - GUIBÉ & LAMOTTE (1963) considéraient les noms suivants comme des synonymes de *P. accraensis*: *Hylarthroleptis albolabris* Ahl, 1924, *Phrynobatrachus latifrons* Ahl, 1924, *Phrynobatrachus latifrons togoensis* Ahl, 1924 et *Phrynobatrachus paragoensis* Loveridge, 1955. Les types de *Phrynobatrachus latifrons togoensis* Ahl, 1924 décrit par AHL (1924*b*) ont été collectés à Sokodé. Cette sous-espèce avait d'abord été mise en synonymie de *Phrynobatrachus latifrons* Ahl, 1924 (BARBOUR & LOVERIDGE, 1946: 169) avant d'être rangée sous *P. accraensis* (GUIBÉ & LAMOTTE, 1963). La synonymie de *P. latifrons* avec *P. accraensis* a été récemment confirmée par des analyses génétiques réalisées par RÖDEL & AGYEI (2003). Des specimens de l'espèce ont été collectés par BOURGAT (1979) dans différentes localités, notamment Bassar, Kovié, Toblékopé et Wahala, ce qui temoigne de la distribution de l'espece sur l'ensemble du pays (dans le sud comme dans le nord). Les récents travaux de LEACHÉ et al. (2006) ont indiqué la presence de l'espèce dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana. Celle-ci présenterait une distribution sous-régionale.

Phrynobatrachus calcaratus (Peters, 1863). - Cette espèce est présente en Afrique de l'ouest et en Afrique centrale. RÖDEL & AGYEI (2003) l'ont signalée dans les zones frontalières entre le Togo et le Ghana. La présence de l'espèce au Togo a été également rapportée par BOURGAT (1979) et BOURGAT et al. (1996: 389). Des spécimens de l'espèce ont eté collectés à Atakpamé (zone IV) au cours de ces travaux. LEACHÉ et al. (2006) ont mentionné sa presence dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana.

Phrynobatrachus sp. aff. *calcaratus*, sensu RÖDEL & AGYEI (2003). – Selon RÖDEL & AGYEI (2003), cette forme est similaire à *P. calcaratus* mais s'en distingue par des différences morphologiques et de couleur. Des travaux sont en cours pour déterminer son statut taxinomique. Elle a été trouvée dans la zone forestière que partagent le Togo et le Ghana.

Phrynobatrachus francisci Boulenger, 1912. – BOURGAT (1979) a signalé cette espèce au Togo. RÖDEL & AGYEI (2003) ont confirmé sa présence dans la région de la Volta à la frontière entre le Togo et le Ghana.

Phrynobatrachus gutturosus (Chabanaud, 1921). – *P. gutturosus* est une espèce ouest-africaine (RÖDEL, 2000: 163), identifiée en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Nigeria et probablement au Mali. Elle présente une distribution plus large jusqu'en Guinée (RÖDEL et al., 2004). RÖDEL & AGYEI (2003) ont indiqué sa présence dans la même zone que *P.* sp. aff. *calcaratus*. La présence de l'espèce au Togo a été également signalée par BOURGAT (1979).

Phrynobatrachus natalensis (Smith, 1849). – L'espèce est commune dans toutes les savanes africaines au sud du Sahara. Des spécimens ont également été collectés au Togo (BOURGAT, 1979; RÖDEL, 2000: 174). Tout récemment LEACHÉ et al. (2006) ont indiqué sa presence dans les savanes associées à la zone forestière entre le Togo et le Ghana.

Phrynobatrachus plicatus (Günther, 1849). – RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) ont confirmé la présence de l'espèce dans la région de la Volta à la frontière entre le Togo et le Ghana. Tout comme *P. natalensis*, l'espèce avait déjà ete signalée au Togo par BOURGAT (1979), à partir de spécimens collectés dans la région de Kpalimé.

Sous-famille *PTYCHADENINAE* Dubois, 1987

Hildebrandtia ornata (Peters, 1878). – L'espèce est commune dans les savanes africaines. Sa présence au Togo a été confirmée par BOURGAT (1979: 598) et RÖDEL (2000: 84). Elle a été signalée en Côte d'Ivoire, au Nigeria et tout récemment au nord du Benin (NAGO et al., 2006).

Ptychadena aequiplicata (Werner, 1898). – La présence de l'espèce dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana a été récemment rapportée par RÖDEL & AGYEI (2003). L'espèce présente une distribution plus large en Afrique de l'ouest et en Afrique centrale (RÖDEL et al., 2002).

Ptychadena bibroni (Hallowell, 1845). – Cette espece présente une large distribution dans tout le pays et dans la sous-région ouest-africaine. Des spécimens de l'espece ont été collectés à Lomé, Kovié et Kanté au cours des travaux de BOURGAT (1979). Des spécimens provenant de Lomé (MNHN 1999.662) et Kandé (MNHN 1999.662-675), donc collectes dans le sud et dans le nord, sont conservés au Muséum de Paris (LAMOTTE & OHLER, 1997: 536). L'espèce a ete signalee dans la monographie sur la biodiversite au Togo (ANONYME, 2002). Les travaux de RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) ont indique une distribution de celle-ci dans la zone écologique IV du pays.

Ptychadena longirostris (Peters, 1870). – Cette espèce a ete signalee dans la monographie sur la biodiversite au Togo (ANONYME, 2002). Ce sont surtout les travaux de KULO (1981) qui ont confirmé sa présence au Togo. Les spécimens de KULO (1981) ont été collectés à M'Poti dans

l'Adélé (zone écologique IV). Selon RÖDEL (2000: 114), l'espèce présente une distribution allant de la Sierra Leone au Nigeria.

Ptychadena mascareniensis (Duméril & Bibron, 1841). – La présence de l'espèce dans les zones écologiques II et IV du Togo a été récemment signalée par RÖDEL & AGYEI (2003). *Ptychadena hylaea* (Schmidt & Inger, 1959), synonyme de *Ptychadena mascareniensis* (Duméril & Bibron, 1841) selon RÖDEL (2000:128), a été signalée dans la monographie sur la biodiversité au Togo (ANONYME, 2002). Des spécimens de l'espèce collectés à Lomé ont été rapportés par BOURGAT (1979) sous le nom *P. hylaea*. KULO (1980) a identifié des parasites sur des spécimens de cette espèce collectés au Togo. Selon VENCES et al. (2004), ce taxon comporte un complexe d'espèces dont le statut taxinomique reste à clarifier. Ces auteurs confirment que le taxon *P. mascareniensis* comprend diverses espèces de grenouilles présentes au Madagascar et aux Seychelles, qui sont différentes de celles présentes sur le continent.

Ptychadena oxyrhynchus (Smith, 1849). – Les travaux de RÖDEL (2000: 118), RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) ont indiqué la présence de l'espèce au Togo. Selon BOURGAT (1979), des spécimens ont été collectés à Kovié et à Lomé. L'espèce serait essentiellement distribuée dans les zones écologiques III, IV et V du pays. Elle est également signalée dans la monographie sur la biodiversité du Togo (ANONYME, 2002).

Ptychadena pumilio (Boulenger, 1920). – La presence de l'espèce dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana a été signalée par RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006). Celle-ci présente une distribution dans les zones écologiques I et II du pays. BOURGAT (1979) et BOURGAT et al. (1996) ont indiqué sa présence à Dapaong et à Kanté (zone écologique I).

Ptychadena tellinii (Peracca, 1904). – Cette espèce a été signalée par RODEL & AGYEI (2003) dans la zone forestière entre le Togo et le Ghana. Elle a également été signalée dans le nord Bénin (Nago et al., 2006). *Ptycahdena huguettae* Inger, 1968, synonyme de *P. tellinii* selon LARGEN (2001), a été signalée au Togo par BOURGAT (1979).

Ptychadena tournieri (Guibé & Lamotte, 1955). – Cette espèce a été signalée au Togo par BOURGAT (1979). Elle a également éte signalée en Côte d'Ivoire par LAMOTTE (1967) et RÖDEL (2000:133), et au Bénin par NAGO et al. (2006). C'est une espèce commune des savanes ouest-africaines.

Ptychadena trinodis (Boettger, 1881). – Tout comme pour *P. tournieri*, ce sont les travaux de BOURGAT (1979) qui ont indiqué la présence de cette espèce au Togo. Celle-ci a également été signalée en Côte d'Ivoire, au Ghana, au Nigeria (RÖDEL, 2000: 124) et au Bénin (NAGO et al., 2006). Il s'agit aussi d'une espèce commune des savanes africaines.

Sous-famille *PYXICEPHALINAE* Bonaparte, 1850

Aubria subsigillata (Duméril, 1856). – La présence de l'espèce au Togo a été signalée par BOURGAT (1979), KULO (1980, 1981), OHLER & KAZADI (1989) et OHLER (1996). Des collections de référence en provenance de Kovié (Togo) sont disponibles au Muséum de Paris (OHLER, 1996: 145) sous les numéros MNHN 1989.2050, 1989.2053-2054, 1989.2056, 1993.1462, 1993.1469 et 1993.1966.

Sous-famille *RANINAE* Rafinesque-Schmaltz, 1814

Amnirana albolabris (Hallowell, 1856) L'espèce a été signalée au Togo par BOURGAT (1979) et KULO (1980: 35), sur la base de spécimens collectés à Kloto et à Kovié. RÖDEL & AGYEI (2003: 214) l'ont mentionnée dans la région de la Volta au Ghana et dans la région de Kloto et d'Adélé au Togo. LEACHÉ et al. (2006) ont indiqué sa presence dans la même region. Cette espèce a été aussi collectée par BRINGSØE (1995) au Togo vers la frontière avec le Ghana.

Amnirana galamensis (Dumeril & Bibron, 1841) La présence de l'espèce au Togo a eté signalée par BOURGAT (1979: 604), dans la monographie sur la biodiversité au Togo (ANONYME, 2002) et par RÖDEL & AGYEI (2003). Des spécimens ont été collectes à Kovié, Tové, Kloto, Bassar et Lome, ce qui témoigne la distribution de l'espèce dans toutes les zones écologiques du pays. Elle est presente dans les zones II et IV du Togo le long de la frontiere avec le Ghana. LEACHÉ et al. (2006) ont indiqué sa présence dans même région. Sa distribution comprend la Côte d'Ivoire, le Ghana, le Bénin et le Nigeria (RÖDEL, 2000; NAGO et al., 2006).

ESPÈCES DONT LA PRÉSENCE AU TOGO EST PROBABLE

Nous n'avons retenu dans cette liste que les espèces dont la présence a été signalée à la fois en Côte d'Ivoire et/ou au Ghana et au Bénin et/ou au Nigeria. Nous avons également retenu des espèces signalées par RÖDEL & AGYEI (2003) comme faisant partie des espèces qui peuvent être rencontrées dans la région de la Volta que partagent le Togo et le Ghana. Ont également été mis à contribution pour ce travail de recensement des espèces dont la présence est probable au Togo, les travaux de SCHIØTZ (1963, 1964, 1999), LAMOTTE & OHLER (2000), RÖDEL (2000), LEACHÉ (2005), RÖDEL et al. (2005) et NAGO et al. (2006). Au total, dix espèces ont été retenues sur plus d'une quarantaine d'espèces ouest-africaines. Il s'agit d'une espece de Gymnophione, *Geotrypetes seraphini* (Duméril, 1859), et de 14 espèces d'Anoures. *Afrixalus nigeriensis* Schiøtz, 1963, *Bufo superciliaris* Boulenger, 1888; *Chiromantis rufescens* (Günther, 1869), *Leptopelis occidentalis* Schiøtz, 1967, *Phlyctimantis boulengeri* Perret, 1986; *Phrynobatrachus alleni* Parker, 1936; *Amnirana occidentalis* (Perret, 1960); *Pyxicephalus edulis* Peters, 1854, *Tomopterna cryptotis* (Boulenger, 1907).

L'espèce *Hyperolius laticeps* Ahl, 1931 a été signalée dans la zone forestière du Togo. Les specimens de cette espèce decrits par AHL (1931: 342) sont conserves au ZMB (numéros non précises). Aucun autre spécimen d'origine différente n'a été decrit. Cette espece nominale n'a jusqu'à présent éte recensee ni prise en compte dans aucune revision taxinomique des Amphibiens de la region. Il convient d'analyser les types de cette espece et de les comparer avec des spécimens des espèces du même genre pour statuer sur son statut taxinomique. De même, *Werneria preussi* (Matschie, 1893) a été signalée du Togo. WERNER (1898: 201) a décrit un specimen collecte à Bismarckburg dans la region d'Adélé sous le nouveau nom d'*Atelopus africanus*, consideré actuellement comme un synonyme de *W. preussi* (BOULENGER, 1906, AMIET, 1972, 1976). AMIET (1972: 122) a indique que l'origine Bismarckburg (Togo) du specimen de WERNER (1898) etait erronée. Ce spécimen est conservé a Vienne sous le numéro NHMW 20995. Actuellement, il n'est pas clair qu'une espece du genre *Werneria* soit présente au Togo. Si cela devait être le cas, il pourrait s'agir de *W. preussi* ou d'une espèce distincte, *W. africanus*, qui serait endémique du Togo (RÖDEL et al., 2004).

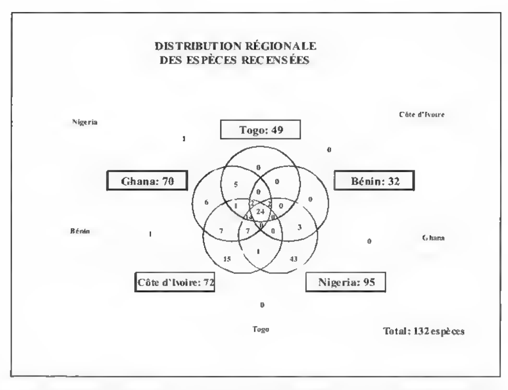


Fig. 2. Distribution régionale connue des espèces d'Amphibiens. Une seule espece presente une distribution commune entre Togo, le Ghana et le Nigeria et entre la Côte d'Ivoire, le Ghana et le Bénin. Aucune espèce n'est commune entre la Côte d'Ivoire, le Togo et le Benin, ni entre le Togo, le Nigeria et la Côte d'Ivoire et entre le Ghana, le Benin et le Nigeria.

Les espèces comme *Rappia marmorata* var. *marginata* Bocage, 1895 (synonyme de *Hyperolius marmoratus* Rapp, 1842 selon Laurent, 1952), *Ptychadena taenioscelis* Laurent, 1954 et *Hyperolius parallelus* (Bocage, 1873), signalées dans la monographie sur la biodiversité au Togo (Anonyme, 2002), sont des espèces de l'Afrique centrale et de l'Afrique du Sud. En ce qui concerne *Hyperolius occidentalis* Schiøtz, 1967, cette espece présente en revanche une distribution plus occidentale (de la Sierra Leone au Sénégal).

Espèces signalées dans la sous-région

En plus des espèces signalées ou probablement presentes au Togo, nous nous sommes interesses aux espèces d'Amphibiens dont la présence est signalee dans les autres pays de la sous-region, en particulier la Côte d'Ivoire, le Ghana, le Bénin et le Nigeria. La figure 2 presente la distribution des espèces d'Amphibiens que nous avons pu recenser suivant la

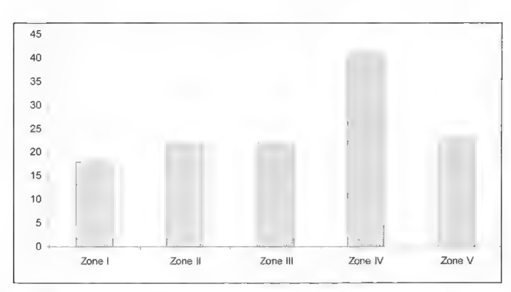


Fig 3 Distribution connue des espèces d'Amphibiens suivant les zones écologiques du pays. X nombre d'espèces; Y. zones écologiques.

bibliographie disponible entre ces cinq pays de la sous-région ouest-africaine. Au total, cent-trente-deux espèces ont été recensées dont 72 en Côte d'Ivoire, 70 au Ghana, 32 au Bénin et 95 au Nigeria. Vingt-quatre espèces présentent une distribution commune entre les cinq pays. Quarante-trois espèces sont signalées uniquement au Nigeria, 15 en Côte d'Ivoire et six espèces au Ghana

DISTRIBUTION DES ESPÈCES SIGNALÉES AU TOGO

Il est trop tôt pour présenter une distribution sur l'ensemble du pays des espèces d'Amphibiens signalees au Togo. Cependant, dans ce travail preliminaire, il nous semble intéressant de signaler les zones de distribution des espèces recensées. Les espèces comme *Afrixalus vittiger*, *Hyperolius guttulatus*, *H concolor*, *Bufo regularis*, *B. maculatus*, *Hemisus marmoratus*, *Hoplobatrachus occipitalis*, *Phrynobatrachus accraensis*, *P calcaratus*, *Ptychadena mascareniensis*, *P bibroni*, *P pumilio* et *Amnirana galamensis* presentent une large distribution sur tout le pays. Plus de 84 des espèces recensées sont présentes dans la zone écologique IV, le sud-ouest de la zone écologique I et l'ouest de la zone ecologique II (fig 3) Il s'agit essentiellement de la region de Kloto et d'Adele, et du Mont Aledjo selon RODEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al (2006). En ce qui concerne la zone écologique III et toute la partie est du pays, peu de données sont fournies sur la faune d'Amphibiens en raison de l'absence d'inventaire au Togo et au Bénin.

Cinq espèces d'Amphibiens sont endémiques de la zone forestière que partagent le Togo et le Ghana Ce sont. *Arthroleptis brevipes*, *Conraua derooi*, *Hyperolius baumanni*, *H torrentis*

et *Phrynobatrachus* aff. *calcaratus*. Les facteurs liés à cet endémisme des espèces d'Amphibiens pourraient être attribués à la discontinuité de la forêt dense et humide au sud du Ghana et du Nigeria qui devient clairsemée au sud du Togo et du Bénin. il s'agit de la "trouée du Benin ou Dahomey Gap" (BOOTH, 1958; MONDJANNAGNI, 1969, JENIK, 1994; SALZMANN & HOELZMANN, 2005). Les travaux ultérieurs devraient permettre d'apporter des éléments de réponse à cette question.

Parmi les espèces d'Amphibiens recensées au Togo, certaines sont savanicoles. *Afrixalus vittiger*, *Bufo pentoni*, *Hemisus marmoratus*, *Hildebrandtia ornata*, *Leptopelis viridis*, *Phrynomantis microps*, *Ptychadena tellini*, *P. oxyrhynchus*, *P. bibroni*, *P. pumilio* et *Xenopus muelleri*. D'autres sont inféodées aux zones forestières. Ce sont celles qui présentent une distribution dans la zone écologique IV. Nous citerons notamment. *Arthroleptis brevipes*, *A. poecilonotus*, *B. togoensis*, *Silurana tropicalis*, *Conraua derooi*, *Ptychadena longirostris*. En plus des formes savanicoles ou forestières, il convient de souligner que la plupart des espèces d'Amphibiens sont aquatiques ou subaquatiques. La grande majorité a un développement larvaire strictement lié au milieu aquatique sauf *Arthroleptis poecilonotus* dont le développement est direct à partir des œufs pondus dans le sol humide (BARBAULT & TREFAUT RODRIGUES, 1979, LAMOTTE & PERRET, 1963).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le Togo présente une faune d'Amphibiens plus ou moins diversifiée. Au total, à ce jour 49 espèces d'Amphibiens représentant un seul ordre, celui des Anoures, ont été recensées. Si nous considérons les espèces dont la présence est probable, le nombre d'espèces du pays serait de l'ordre de 59. Un deuxième ordre, celui des Gymnophiones, pourrait être présent avec un seul représentant: *Geotrypetes seraphini* (Duméril, 1859) (famille Caeciliidae Rafinesque-Schmaltz, 1814, sous-famille Caeciliinae Rafinesque-Schmaltz, 1814).

Malgré cette diversité relativement intéressante pour le pays, l'inventaire systématique de la faune des Amphibiens reste loin d'être achevé au Togo. Les travaux de BOURGAT (1979), RÖDEL & AGYEI (2003) et LEACHÉ et al. (2006) indiquent la présence, dans la zone forestière et dans les zones de savane du Togo, d'espèces appartenant aux genres *Hyperolius*, *Hemisus*, *Arthroleptis* et *Phrynobatrachus* dont le statut taxinomique reste incertain. Cette zone malheureusement soumise au phénomène de la fragmentation des écosystèmes forestiers (ADJOSSOU, 2004; KOKOU et al. 2006) reste encore sous-inventoriée. Il y subsiste néanmoins des reliques forestières dans les montagnes d'Agou, de Kouma et de Danyi ainsi que sur les plateaux d'Akposso-Akébou et d'Adélé qui peuvent receler des espèces intéressantes pour la faune d'Amphibiens du pays. En dehors de la zone IV, on note dans les zones écologiques II et III des fragments de forêts qui sont moins dégradés que ceux du sud du pays (KOKOU et al., 1999). Ces milieux n'ont jusqu'alors pas été concernés par un inventaire des Amphibiens ni même de l'ensemble de l'herpétofaune. Enfin, le complexe du parc national Oti-Keran, situé dans la zone écologique I ayant subi plus de 50 % de la réduction de sa superficie au cours des années 1990 (ANONYME, 2002), pourra fournir des informations scientifiques intéressantes sur l'herpétofaune du pays. Il est probable qu'un grand nombre d'espèces signalées au Ghana, en Côte d'Ivoire, au Bénin et au Nigeria pourraient être retrouvées au Togo. La réalisation d'une

campagne de collecte dans les fragments de forêts et les ilôts forestiers sur l'ensemble du pays pourrait apporter des éléments nouveaux pour la connaissance des espèces d'Amphibiens du Togo. Nous présumons qu'un grand nombre de taxons décrits dans les pays limitrophes, ou de nouveaux taxons, pourraient être découverts.

Malheureusement, nous avons des inquiétudes quant à l'exploitation commerciale actuelle de l'herpétofaune de cette région de l'Afrique, à destination de l'Europe et des Etats-Unis, notamment comme nouveaux animaux de compagnie (AFFRE et al., 2005). Aussi, en raison de la dégradation actuelle des habitats dont dépendent ces espèces animales (AKPAGANA, 1989, ANONYME, 2002; AKPAMOU, 2003; ADJOSSOU, 2004), nous craignons que des espèces d'Amphibiens du Togo et de l'ensemble de cette région l'Afrique disparaissent sans même avoir été récoltées et décrites.

RÉSUMÉ

Les travaux de la monographie sur la biodiversité ont établi que trente-neuf espèces d'Amphibiens étaient recensées au Togo. Nous présentons ici une liste plus complète des espèces signalées au Togo avec la bibliographie disponible. Nous avons retiré de la liste de la monographie dix espèces dont le statut ou la présence au Togo est incertaine: *Amnirana occidentatlis*, *Hyperolius marmoratus*, *H. parallelus*, *H. occidentalis*, *H. laticeps*, *Ptychadena taenioscelis*, *Phrynobatrachus latifrons*, *Conraua alleni*, *Bufo superciliaris* et *Werneria preussi*. Vingt nouvelles espèces sont incluses dans la nouvelle liste des Amphibiens du Togo. *Arthroleptis poecilonotus*, *Afrixalus vittiger*, *A. weidholzi*, *Hyperolius guttulatus*, *H. nitidulus*, *H. sylvaticus*, *Kassina cassinoides*, *K. fusca*, *Leptopelis bufonides*, *L. hyloides*, *Phrynobatrachus calcaratus*, *P.* aff. *calcaratus*, *P. francisci*, *P. gutturosus*, *P. plicatus*, *Hildebrandtia ornata*, *Ptychadena aequiplicata*, *P. tellinii*, *P. tournieri*, *P. trinodis*. La distribution des espèces sur l'ensemble du pays indique que la zone écologique IV (sud du pays) présente une plus grande richesse spécifique par rapport aux quatre autres zones ecologiques. Toutefois, ces résultats restent encore préliminaires et des travaux sont en cours sur l'ensemble de la faune herpétologique du Togo.

REMERCIEMENTS

Nos sincères remerciements vont au Service de Cooperation et d'Action Culturelle (SCAC) de l'Ambassade de France au Togo pour le soutien financier qu'il a accorde au premier auteur lors de son stage de formation en France. Nos remerciements vont aussi particulièrement au Professeur Koffi Akpagana (Laboratoire de Botanique et Ecologie Végétale Appliquée de l'Université de Lome, Togo) pour les conseils scientifiques et tout le soutien moral et logistique qu'il ne cesse de nous apporter. Nous voulons sincerement remercier le Dr. Mark-Oliver Rodel (Department of Animal Ecology and Tropical Biology, Biocenter of the University, Wurzburg, Allemagne) pour sa lecture soigneuse de notre travail et les informations qu'il nous a donnees. Nous voulons également remercier le Dr. Sim-Dozou Kulo, enseignant retraite au Département de Zoologie et Biologie Animale de la Faculte des Sciences de l'Université de Lomé, pour avoir mis sa documentation à notre disposition

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME [PNAE-Togo], 2002. – *Monographie nationale sur la diversité biologique. Rapport intégral*. MERF-Togo. 1-172.

ADJOSSOU, K., 2004. – *Diversité floristique des forêts riveraines de la zone écologique IV du Togo*. DEA Biol. Dév., FSD-UL: 1-64.

AFFRE, A., INEICH, I. & RINGUET, S., 2005. – West-Africa, Madagascar, Central- and South-America main origins of the CITES-listed lizard pet market in France. *Herp. Rev.*, **36** (2): 133-137.

AHL, E., 1924*a*. – Neue Reptilien und Batrachier aus dem Zoologischen Museum Berlin. *Arch. Naturgesch.*, (A), **90**: 245-254.

----- 1924*b*. – Über einige afrikanische Frösche. *Zool. Anz.*, **59-60**: 269-273.

----- 1929. – Zur Kenntnis der afrikanischen Baumfrosch-Gattung *Leptopelis*. *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin*, **1929**: 185-254.

----- 1931. – Anura III, Polypedatidae. *Das Tierreich*, **55**: i-xvi + 1-477.

AKANI, G. C., POLITANO, E. & LUISELLI, L., 2004. – Amphibians recorded in forest swamp areas of the River Niger Delta (southeastern Nigeria), and the effects of habitat alteration from oil industry development on species richness and diversity. *Appl. Herp.*, **2**: 1-22.

AKPAGANA, K., 1989. – *Recherches sur les forêts denses humides du Togo*. Thèse Doct. Univ. Bordeaux III: 1-181.

AKPAMOU, K. G., 2003. – *La production de charbon de bois sur le plateau d'Akposso: un exemple de destruction de la biodiversité*. DEA Biol. Dév., FSD-UL: 1-62.

AMIET, J. L., 1972. – Description de trois Bufonidés orophiles du Cameroun appartenant au groupe de *Bufo preussi* Matschie (Amphibiens Anoures). *Ann. Fac. Sci. Cameroun*, **11**: 121-140.

----- 2005. – Les *Hyperolius* camerounais du groupe d'*H. nasutus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae). *Rev. suisse Zool.*, **112**: 271-310.

BARBAULT, R. & TREFAUT RODRIGUES, M., 1979. – Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux. III. *Arthroleptis poecilonotus*. *Trop. Ecol.*, **20**: 64-77.

BARBOUR, T. & LOVERIDGE, A., 1946. – First supplement of typical reptiles and amphibians. *Bull. Mus. comp. Zool.*, **96**: 58-214.

BOOTH, A. H., 1958. – The Niger, the Volta and the Dahomey Gaps as geographic barriers. *Evolution*, **12**: 48-62.

BOSSUYT, F., BROWN, R. M., HILLIS, D. M., CANNATELLA, D. C. & MILINKOVITCH, M. C., 2006. – Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family Ranidae. *Syst. Biol.*, **55**: 579-594.

BOULENGER, G. A., 1906. – Report on the Batrachians collected by the late L. Fea in West Africa. *Ann. Mus. Stor. nat. Genova*, **2**: 157-172.

BOURGAT, R., 1979. – Trematodes d'Amphibiens du Togo. *Bull. Mus. Hist. nat.*, (4), **3**: 597-624.

BOURGAT, R., MOREEL, J.-J. & KULO, S.-D., 1983. – Nouvelles récoltes de *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913) en Afrique. Considération sur l'aire et les hôtes de ce Monogena. *Rev. Zool. afr.*, **97**: 567-580.

BOURGAT, R., ROURE, C. & KULO, S.-D., 1996. – Nouvelles données sur les Trématodes d'Amphibiens d'Afrique occidentale. Description d'*Haematoloechus aubriae* n. sp. *Rev. suisse Zool.*, **103** (2): 383-394.

BRINGSOE, H., 1995. – Erstnachweis von *Hylarana albolabris* (Hallowell, 1856) für Togo. *Herpetofauna*, **17** (96): 26.

CANNATELLA, D. C. & TRUEB, L., 1988. – Evolution of pipoid frogs: intergeneric relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura). *Zool. J. Linn. Soc.*, **94**: 1-38.

CHANNING, A., MOYER, D. & BURGER, M., 2002. – Cryptic species of sharp-nosed reed frogs in the *Hyperolius nasutus* complex: advertisement call differences. *Afr. Zool.*, **37**: 91-99.

DUBOIS, A., 1988. – Miscellanea nomenclatorica batrachologica (XVII). *Alytes*, **7**: 1-5.

----- 1992. – Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **61**: 305-352.

----- 2005. – *Amphibia Mundi*. 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes*, **23**: 1-24.
ERN, H., 1979. – Vegetation Togos. Gliederung, Gefährdung, Erhaltung. *Willdenowia*, **9**: 295-312.
FROST, D. R., GRANT, T., FAIVOVICH, J., BAZIN, R. H., HAAS, A., HADDAD, C. F. B., DE SÁ, R. O., CHANNING, A., WILKINSON, M., DONNELLAN, S. C., RAXWORTHY, C. J., CAMPBELL, J. A., BLOTTO, B. L., MOLER, P., DREWES, R. C., NUSSBAUM, R. A., LYNCH, J. D., GREEN, D. M. & WHEELER, W. C., 2006. – The amphibian tree of life. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, **297**: 1-370.
GUIBÉ, J. & LAMOTTE, M., 1963. – La reserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XXVIII. Batraciens du genre *Phrynobatrachus*. *Mem. IFAN*, **66**: 601-627.
HULSELMANS, J.-L.-M., 1970. – Preliminary notes on African Bufonidae. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **81**: 149-155.
----- 1972. – Contribution a l'herpetologie de la Republique du Togo. description de *Conraua derooi*, n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **84**: 153-159.
JENIK, J., 1994. – The Dahomey Gap: an important issue in Africa phytogeography. *Mem. Soc. Biogeogr.*, (3), **4**: 125-133.
KOKOU, K., ATATO, A., BELLEFONTAINE, R., KOKOUTSE, A. D., & CABALLÉ, G. 2006. - Diversite des forêts denses sèches du Togo (Afrique de l'Ouest). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **61**: 225-246.
KOKOU, K., CABALLÉ, G., AKPAGANA, K., & BATAWILA, K., 1999. – Les îlots forestiers au sud du Togo. dynamique et relations avec les végétations periphériques. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **54**: 301-313.
KULO, S.-D., 1980. – *Mode de transmission des Trematodes au Togo*. These Doct. Sci. Nat., Univ. Perpignan. 1-165.
----- 1981. – Presence au Togo de *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1957) Combes, 1976 (Monogena) chez l'Amphibien *Ptychadena longirostris* (Peters, 1870). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **106**: 177-181.
LAMOTTE, M., 1967. – Les Batraciens de la région de Gbakobo (Côte d'Ivoire). *Bull. IFAN*, (A), **29**: 218-294.
LAMOTTE, M. & OHLER, A., 1997. - Redecouverte de syntypes de *Rana bibroni* Hallowell, 1845, designation d'un lectotype et description d'une espece nouvelle de *Ptychadena* (Amphibia, Anura). *Zoosystema*, **19**: 531-543.
----- 2000. – Revision des especes du groupe de *Ptychadena stenocephala* (Amphibia, Anura). *Zoosystema*, **22**: 569-583.
LAMOTTE, M. & PERRET, J. L. 1963. – Contribution à l'etude des Batraciens de l'Ouest Africain. XV. Le développement direct de l'espece *Arthroleptis poecilonotus* PETERS. *Bull. IFAN*, (A), **25**: 277-284.
LARGEN, M. J., 2001. – Catalogue of the amphibians of Ethiopia, including a key for their description. *Trop. Zool.*, **14**: 307-402.
LAURENT, R. F., 1951. – Catalogue des rainettes africaines (genres *Afrixalus* et *Hyperolius*) de la collection du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Ann. Soc. r. zool. Belg.*, **82**: 23-50.
----- 1952. – Aperçu des formes actuellement reconnaissables dans la superespece *Hyperolius marmoratus*. *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, **82**: 379-397.
----- 1958. – Les rainettes du genre *Hyperolius*. *Mem. IFAN*, **53**: 275-299, 3 pl.
----- 1961. – Notes sur les *Hyperolius* et quelques *Afrixalus* (Salientia) du Musee de Berlin. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **64**: 65-96.
----- 1972. – Tentative revision of the genus *Hemisus* Günther. *Ann. Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, (8, Sci. zool.) **194**: 1-66.
LEACHÉ, A. D., 2005. – Results of a herpetological survey in Ghana and a new country record. *Herp. Rev.*, **36**: 16-19.
LEACHÉ, A. D., RODEL, M.-O., LINKEM, C. W., DIAZ, R. E., HILLERS, A. & FUJITA, M. K., 2006. – Biodiversity in a forest island: reptiles and amphibians of the West African Togo hills. *Amphib. Reptile Conserv.*, **4**: 22-45.
MONDJANNAGNI, 1969. – Contribution a l'etude des paysages végétaux du bas Dahomey. *Ann. Univ. Abidjan*, (G), **1**: 38-43.
NAGO, S. G. A., GRELL, O., SINSIN, B. & RODEL, M.-O., 2006. – The amphibian fauna of the Pendjari National Park and surroundings, northern Benin. *Salamandra*, **42**: 93-108.
NOBLE, G. K., 1926. – An analysis of the remarkable case distribution among the Amphibia, with description of new genera. *Amer. Mus. Novit.*, **212**: 1-24.
OHLER, A., 1996. – Systematics, morphometrics and biogeography of the genus *Aubria* (Ranidae, Pyxicephalinae). *Alytes*, **13**: 141-166.

OHLER, A. & KAZADI, M., 1989. Description d'une nouvelle espèce du genre *Aubria* Boulenger, 1917 (Amphibiens, Anoures) et redescription du type d'*Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856). *Alytes*, **8** 25-40

PARKER, H. W., 1936. Amphibians from Liberia and the Gold Coast. *Zool. Mededel.*, **19**: 87-102

PUJOL, P. & EXBRAYAT, J.-M., 1987. – Quelques observations sur le cycle de reproduction des femelles du crapaud *Bufo regularis* Reuss (1834) au Togo. *Bull. Soc. herp. Fr.*, **41**: 21-23

----- 2002. – Quelques aspects de la biologie de reproduction et des cycles sexuels chez *Bufo regularis* Reuss (1834), amphibien anoure. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **71** 12-52

RÖDEL, M.-O., 2000. – *Herpetofauna of West Africa*. Vol. 1. *Amphibians of the West African savana*. Frankfurt am Main, Chimaira: 1-335.

----- 2003. The Amphibians of Mont Sagbé National Park, Ivory Coast. *Salamandra*, **39** (2): 91-110.

RÖDEL, M.-O. & AGYEI A. C., 2003. Amphibians of the Togo-Volta highlands, eastern Ghana. *Salamandra*, **39**: 207-234.

RÖDEL, M.-O. & BANGOURA, M. A., 2004. - A conservation assessment of amphibians in the Forêt Classée du Pic de Fon, Simandou Range, southeastern Republic of Guinea, with the description of a new *Amnirana* species (Amphibia Anura Ranidae). *Trop. Zool.*, **17**: 201-232.

RÖDEL, M.-O., BANGOURA, M. A. & BÖHME, W., 2004. The amphibians of south-eastern Republic of Guinea (Amphibia: Gymnophiona, Anura). *Herpetozoa*, **17**. 99-118.

RÖDEL, M.-O. & BRANCH, W. R., 2002. - Herpetological survey of the Haute Dodo and Cavally Forest Part I. Amphibians. *Salamandra*, **38**: 245-268.

RÖDEL, M.-O., GIL, M., AGYEI, A. C., LEACHE, A. D., DIAZ, R. E., FUJITA, M. K. & ERNST, R., 2005. – The amphibians of the forested parts of south-western Ghana. *Salamandra*, **41**. 107-127.

RÖDEL, M.-O., KRATZ, D. & ERNST, R., 2002. – The tadpole of *Ptychadena aequiplicata* (Werner, 1898) with the description of a new reproductive mode for the genus (Amphibia, Anura, Ranidae). *Alytes*, **20**: 1-12.

RÖDEL, M.-O., SCHMITZ, A., PAUWELS, O. S. G. & BÖHME, W., 2004. Revision of the genus *Werneria* Poche, 1903, including the descriptions of two new species from Cameroon and Gabon (Amphibia. Anura: Bufonidae). *Zootaxa*, **720**: 1-28.

SALAMI-CADOUX, M.-L., 1979. *Cycle et épidemiologie de la Polystomatidae parasite de l'amphibien* Bufo regularis *au Togo*. Doct. Sci. nat., Univ. Perpignan. 1-394.

SALZMANN, U., & HOELZMANN, P., 2005. The Dahomey Gap. An abrupt climatically induced rain forest frangementation in West Africa during the late Holocene. *The Holocene*, **15** 190-199.

SCHIØTZ, A., 1963. The amphibians of Nigeria. *Vidensk. Meddr fra dansk naturh. Foren.*, **125** 1-92

----- 1964. A preliminary list of amphibians collected in Ghana. *Vidensk. Meddr fra dansk naturh. Foren.*, **127**. 35-83

----- 1967. - Tree frogs (Rhacophoridae) of West Africa. *Spolia Zool. Mus. Haun.*, **25**. 1-346.

----- 1999. – *Treefrogs of Africa*. Frankfurt am Main, Chimaira: 1-352

VENCES, M., KOSUCH, J., RODEL, M.-O., LÖTTERS, S., CHANNING, A., GLAW, F. & BÖHME, W., 2004. Phylogeography of *Ptychadena mascareniensis* suggests transoceanic dispersal in a widespread African-Malagasy frog lineage. *J. Biogeog.*, **31**: 593-601

WERNER, F., 1898. Ueber Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Tunis dem kgl. Museum fur Naturkunde in Berlin. *Verhand. Kais.-konigl. Zool.-bot. Ges. Wien*, **58** 191-230, 1 pl.

Corresponding editor: Mark-Oliver RÖDEL

Morfología larval de *Chiasmocleis panamensis*, con comentarios sobre la variabilidad morfológica interna en renacuajos de Microhylidae (Anura)

M. Florencia Vera Candioti

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo – CONICET,
Miguel Lillo 251, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina
<florivc@yahoo.com>

The tadpole of *Chiasmocleis panamensis* is described, analyzing external morphology, buccal cavity, cartilaginous skeleton and musculature. The external morphology is similar to that of other species in the genus, with mouth devoid of keratinized structures, labial flaps, spatulate lower lip, unperforated nares and ventral spiracle. The buccal cavity shows characters shared with other microhylids: postnarial papillae, absence of lingual papillae, buccal roof and floor with scarce papillation, excepting tall papillae on both sides of the glottis, which is far anteriorly disposed. Musculoskeletal features, such as the presence of lateral posterior and subotic processes, long urobranchial process, and the peculiar configuration of the mm. *mandibulolabialis*, *intermandibularis*, *interhyoideus*, *suspensoriohyoideus*, are frequent within Microhylidae. Distinctive characters are the reduction of the crista parotica and the ventrolateral process of the palatoquadrate, the crossing of the fibers of the m. *levator arcuum branchialium III*, and the presence of a second ventral slip in the m. *subarcualis rectus I*. Traits such as the absence of buccal keratinized pieces, the development of branchial basket and filters, and secretory tissue, indicate a suspension feeding habit.

Introducción

La información sobre los renacuajos del genero *Chiasmocleis* es muy escasa; menos de la cuarta parte de 18 especies conocidas cuentan con descripciones de la larva. Con respecto a la morfología interna, los datos son casi inexistentes, y el único trabajo disponible refiere al condrocraneo y esqueleto visceral de *Chiasmocleis leucosticta* (Lavilla & Langone, 1994).

Chiasmocleis panamensis es una especie muy poco conocida, a pesar de su actual ubicuidad, y hasta el momento no existe información alguna sobre su renacuajo. El propósito de este trabajo es contribuir al conocimiento de la morfología de las larvas de microhílidos, presentando una descripción de la morfología externa, cavidad bucal, esqueleto cartilaginoso y musculatura de *Chiasmocleis panamensis*, y luego comparando con informacion disponible para otras especies de la familia.

Material y métodos

Se trabajó con 15 renacuajos de *Chiasmocleis panamensis*, en estadios 29-30 (*n* = 7) y 34-36 (*n* = 8) de la tabla de Gosner (1960). Las larvas fueron colectadas en un ambiente semipermanente (Gamboa, Panamá; Julio 2001), y fueron fijadas en formol 10 %. Especímenes intactos fueron depositados en la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo (FML 16470). La cavidad bucofaríngea se estudió exponiendo piso y techo de la boca según Wassersug (1976*a*), y coloreando con azul de metileno para destacar las estructuras presentes. Un especimen fue adicionalmente preparado para Microscopía Electrónica de Barrido, según la técnica propuesta por Fiorito de López & Echeverría (1984). El protocolo consiste en una deshidratación en una serie creciente de alcoholes antes de proceder a la desecación al vacío y punto crítico. Se siguió a Altig & McDiarmid (1999) en la caracterización de la morfología del disco oral y de la cavidad bucofaríngea. Para el estudio de condrocráneo y esqueleto hiobranquial se aplicaron técnicas de transparentación y tinción diferencial para cartílago y hueso (Wassersug, 1976*b*). Para el estudio de la musculatura se aplicó el protocolo de Wassersug (1976*b*) modificado según Lavilla (comunicación personal), interrumpiendo el procesamiento antes de la inmersión en glicerol, y coloreando luego en solución de lugol (Böck & Shear, 1972). Con esto se logra un contraste entre músculos y cartílagos que permite definir claramente los sitios de inserción. La nomenclatura empleada para identificar estructuras músculo-esqueléticas sigue a Haas (2003). Las disecciones e ilustraciones subsecuentes se efectuaron utilizando una lupa equipada con cámara clara.

Resultados

Morfología externa

Los renacuajos de *Chiasmocleis panamensis* estudiados (*n* = 9, estadios 29-30 y 34-36, fig. 1) presentan un cuerpo deprimido y ovalado, con ancho maximo al nivel de los ojos. La coloración de los ejemplares preservados es marron rojiza en el dorso y musculatura caudal, con una linea blanca longitudinal en la base de la cola; el vientre es transparente, con cromátoforos dispuestos uniformemente, exceptuando algunas regiones que permanecen translucidas. Las aletas son tambien transparentes, con grupos de cromatóforos esporádicos. En los estadios 34-36 la coloración se intensifica, manteniendo el patrón descripto. El hocico es semicircular, y las narinas no están abiertas. La boca es terminal, con una hendidura que carece de disco oral y estructuras queratinizadas. Dos pliegues labiales superiores muy pigmentados, con una escotadura marcada, penden y cubren el labio inferior. El labio inferior es espatulado y translúcido. Los ojos son pequeños y dispuestos lateralmente. El tubo espiracular es largo, ancho en la base, y esta localizado medial y caudalmente, cubriendo el tubo proctodeal. Éste es delgado y conico, con una abertura redondeada. La cola presenta un eje recto y extremo acuminado. Desde la base hasta aproximadamente la mitad, se distingue una masa de tejido grueso y resistente, más notorio en los estadios posteriores (34-36). Las

Tab. 1. – Medidas externas (en mm) de *Chiasmocleis panamensis* (n 7; estadios 29-30). *x*, media; *s*, desviación estándar

Medida	*x (s)*
Longitud del cuerpo	5,86 (0,26)
Longitud total	14,57 (0,63)
Ancho máximo	4,86 (0,14)
Altura máxima	3,45 (0,17)
Longitud de la cola	8,71 (0,49)
Altura de la aleta caudal	3,49 (0,18)
Altura de la musculatura caudal (nivel de la base)	1,47 (0,11)
Diámetro del ojo	0,68 (0,03)
Distancia interorbital	3,84 (0,17)
Distancia rostro-ocular	1,59 (0,1)
Ancho de los pliegues labiales	1,47 (0,14)
Longitud del tubo espiracular	1,24 (0,16)
Ancho del tubo espiracular	2,02 (0,17)
Longitud del tubo proctodeal	0,69 (0,65)
Ancho del tubo proctodeal	0,16 (0,15)

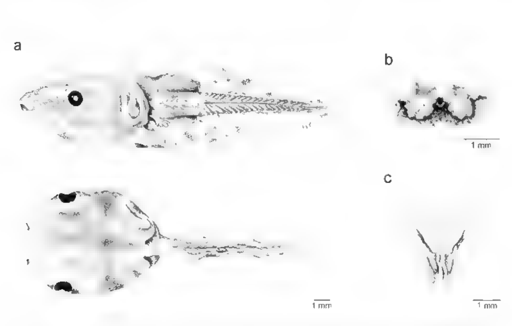


Fig. 1 Morfología externa de *Chiasmocleis panamensis*, estadio 34 (a) Vista completa, lateral y dorsal (b) Detalle de la boca, vista frontal (c) Detalle del tubo espiracular, vista ventral.

aletas en conjunto presentan una altura máxima similar a la altura del cuerpo, y se afinan caudalmente. La aleta ventral es ligeramente más alta que la dorsal. La tabla 1 muestra un resumen de las medidas registradas para larvas en estadio 29-30.

Cavidad bucal

El techo de la cavidad bucal de los renacuajos estudiados (*n* = 4; estadio 36; fig. 2-3) no está pigmentado. La arena prenarial contiene una unica papila de punta bífida. Las coanas son de gran tamaño, subcirculares, y no están perforadas. Desde el margen posterior interno de cada una, se proyecta una papila postnarial muy desarrollada, plana y con varias puntas. Una papila bífida se proyecta medialmente desde el margen lateral, acompañada por escasas papilas bajas. El pliegue mediano es tres veces más alto que largo, triangular, y presenta un margen irregular. Detrás del pliegue hay numerosas pústulas y escasas papilas localizadas lateralmente. El límite posterior del techo de la cavidad bucal carece de proyecciones marginales. El margen anterior del piso de la boca está expandido y el labio inferior tiene forma de U. Cada cartílago de Meckel presenta pústulas sobre la cara posterior. El esbozo lingual es pequeño y carece de papilas linguales. Las hendiduras bucales están muy desarrolladas, con dos papilas prehendidura y pústulas proyectándose desde el margen anterior. La glotis está ligeramente elevada en relación con la arena del piso de la boca. A cada lado hay papilas altas y conicas, aproximadamente siguiendo una disposición en V abierta. Entre ellas aparecen algunas pústulas. El velo esta muy desarrollado y expandido posteriormente. Está dividido por una escotadura media profunda, y presenta un epitelio glandular conspicuo.

Esqueleto

El condrocráneo de las larvas estudiadas (*n* = 5, estadios 35-36, fig. 4) representa el 58 % de la longitud rostro-tubo proctodeal. El ancho maximo es a nivel de la parte posterior del arco subocular. El cartílago labial superior presenta el cuerpo y alas fusionadas en una estructura única con el margen anterior curvado y el margen posterior con una proyección medial levemente insinuada. Se fusiona al margen anterior de los cuernos trabeculares, y sólo la porcion lateral de éstos permanece libre. Los cuernos trabeculares corresponden aproximadamente al 22 % de la longitud total del condrocráneo, son proporcionalmente anchos y planos. Posteriormente, en el plano trabecular, se distinguen claramente los forámenes olfatorios. Los cartilagos orbitales están desarrollados sólo marginalmente, y la zona central está ocupada por un gran foramen que representa la union de los foramenes optico, oculomotor, troclear y proótico. Las *taenia tectis transversalis* y *taenia tectis medialis* no están desarrolladas en los estadios estudiados. Las cápsulas óticas son de forma cuadrangular y ocupan 31 % del largo total del condrocráneo. La fenestra oval es visible desde una vista ventral y lateral. Sus dimensiones alcanzan 37 % del total de la cápsula. El piso de la cavidad craneal es completamente cartilaginoso y el canal de la notocorda penetra un 20 % del total del condrocraneo. El foramen craniopalatino es alargado y de mayor tamaño que el carotideo. La *pars articularis* del palatocuadrado es larga y ancha. El proceso muscular esta muy poco desarrollado y presenta un pequeño proceso en la cara ventral, el proceso ventrolateral. El

arco subocular es de margen liso y ancho uniforme. Presenta una proyección conspicua, oblonga, plana, y dirigida posterolateralmente, el proceso lateral posterior. En la cara ventral y cerca del extremo existe una proyección condrificada, subcilíndrica, con la punta bifurcada, recientemente denominada proceso subótico (*processus suboticus quadrati*) por HAAS (2003). Los puntos de articulación con el neurocráneo son tres, la comisura cuadradocraneal, que presenta un proceso cuadradoetmoidal poco desarrollado, el proceso ascendente, unido al piso de la cavidad craneal, y el proceso larval ótico. La mandíbula inferior se ubica perpendicularmente al eje del cuerpo. El cartílago de Meckel es una barra con procesos dorsal y retroarticular conspicuos. Los cartílagos infrarostrales están fusionados en una estructura en forma de anillo con una proyección laminar en el margen interno de la porción posterior. En el esqueleto hiobranquial, los ceratohiales son elongados y presentan procesos anterior, anterolateral (más desarrollado que el anterior), lateral y posterior. El proceso lateral está muy desarrollado y posee una proyección laminar ancha dirigida posteriormente. El proceso posterior está parcialmente cubierto por el ceratobranquial I, y el cóndilo articular se esboza como un engrosamiento en el margen posterior del ceratohial. La cópula I es una barra cartilaginosa muy delgada. La *pars reuniens* es continua con los ceratohiales y la cópula II. La cópula II es pequeña y porta un proceso urobranquial delgado y muy largo (1,7 veces más largo que la cópula II). Posteriormente la cópula II está fusionada a los hipobranquiales, de márgenes irregulares y fusionados entre sí en la línea media. Los ceratobranquiales están fusionados a los hipobranquiales y conforman una cesta branquial grande y complejamente reticulada. Entre los ceratobranquiales II y III se distingue un proceso branquial cerrado. Existen tres espículas diferenciadas a cada lado, y aparentemente la primera de la serie, mas ancha que las restantes, representa la fusión completa de las espículas I y II.

MUSCULATURA

Cinco renacuajos fueron estudiados (estadios 35-36; fig. 5). En la tabla 2, se listan los músculos de *Chiasmocleis panamensis*, detallando sitios de inserción y algunos comentarios.

DISCUSIÓN

La familia Microhylidae comprende mas de 400 especies, de las cuales alrededor de 180 incluyen en su ontogenia una etapa de renacuajo de vida libre, con o sin alimentación activa. La morfología externa de las especies cuyas larvas han sido descriptas es considerablemente variable, en caracteres como la posición de los ojos, espiraculo y tubo proctodeal, y la configuración de los labios superior e inferior y aleta caudal (DONNELLY et al., 1990). *Chiasmocleis panamensis* presenta características similares a otras especies del género, como *C. anatipes*, *C. carvalhoi* y *C. ventrimaculata* (DUELLMAN, 1978; SCHLÜTER & SALAS, 1991, en WOGEL et al., 2004): cuerpo deprimido y oval, ojos laterales, narinas no perforadas, espiráculo medio y caudal, y boca terminal con pliegues labiales superiores separados por una escotadura media y labio inferior en forma de U.

Tab. 2. – Musculatura de *Chiasmocleis panamensis* (n = 5; estadios 35-36).

Musculo	Inserciones	Comentarios
Mandibulolabialis	Región ventromedial del cartílago de Meckel – cara ventrolateral del cartílago labial inferior	Cilíndrico y compacto
Intermandibularis	Superficie anterior del cartílago de Meckel – aponeurosis media	El musculo tiene forma triangular con vértice hacia atrás, y se une a la aponeurosis media del m. *interhyoideus*, adoptando el conjunto una forma de X
Levator mandibulae longus superficialis	Borde posterior del proceso muscular del palatocuadrado – cara posterior del cartílago de Meckel	
Levator mandibulae longus profundus	Región anterior de la cara dorsal del proceso muscular del palatocuadrado – extremo del cartílago labial superior	Está muy desarrollado
Levator mandibulae internus	Superficie dorsal del arco subocular del palatocuadrado, próximo a su borde interno – extremo del cartílago de Meckel	La inserción se da a través de un tendón desarrollado
Levator mandibulae externus	*Pars articularis* del palatocuadrado – extremo del cartílago labial superior	La inserción se da a través de un tendón común con el m. *l m l profundus*. La rama V_3 del trigémino tiene una posición ventral respecto de este músculo
Levator mandibulae articularis	Cara dorsal del proceso muscular del palatocuadrado – cartílago de Meckel	Es muy corto
Suspensoriohyoideus	Región posterior de la cara ventral del proceso lateral posterior del palatocuadrado – cara dorsal del proceso lateral del ceratohial	Es un musculo muy laxo, conformado por unas pocas fibras
Orbitohyoideus	Bordes anterior y dorsal del proceso muscular del palatocuadrado – extremo del ceratohial	Está poco desarrollado
Suspensorioangularis	Superficie ventral del palatocuadrado – proceso retroarticular del cartílago de Meckel	
Quadratoangularis	Superficie ventral del palatocuadrado – proceso retroarticular del cartílago de Meckel	Se ubica lateralmente respecto del m. *suspensorioangularis*
Hyoangularis	Cara dorsal del ceratohial – proceso retroarticular del cartílago de Meckel	Está poco desarrollado
Interhyoideus	Cara ventral del proceso lateral del ceratohial – aponeurosis media	Está formado por fibras paralelas dispuestas transversal y oblicuamente

Tab. 2 (continuación y fin). – Musculatura de *Chiasmocleis panamensis* ($n = 5$; estadios 35-36).

Músculo	Inserciones	Comentarios
Interhyoideus posterior	Cámara peribranquial	Muy desarrollado, forma una capa continua
Geniohyoideus	Superficie posterior ventral del cartílago labial inferior – tejido próximo a la glándula tiroidea	Es muy delgado, y su inserción posterior es difusa
Levator arcuum branchialium I	Cara ventral del proceso lateral posterior del palatocuadrado, próximo a su borde externo – cara lateral del ceratobranquial I	
Levator arcuum branchialium II	Cara ventral de la cápsula ótica y cara ventral del proceso lateral posterior del palatocuadrado, próximo al borde posterior – ceratobranquiales I y II	
Levator arcuum branchialium III	Dos haces. comisura terminal II y III – punto anterior en la cara ventral del proceso lateral posterior del palatocuadrado, y punto anterior de la cara ventral del proceso mencionado, próximo al borde externo	El haz medial cruza dorsalmente al lateral, insertándose lateralmente en la cara ventral del proceso lateral posterior
Levator arcuum branchialium IV	Margen medial del ceratobranquial IV – cara ventral de la cápsula ótica	
Constrictor branchialis II	Proceso branquial – comisura terminal I	
Constrictor branchialis III	Proceso branquial – comisura terminal II	
Constrictor branchialis IV	Proceso branquial – comisura terminal III	
Subarcualis rectus I	Tres haces base del proceso posterior hial – espícula I (haz dorsal), ceratobranquial I (haz ventral$_1$) y proceso branquial (haz ventral$_2$)	El haz ventral$_2$ es muy delgado y largo y se origina lateralmente a la base del proceso posterior hial, en un pequeño proceso del margen posterior del ceratohial. La inserción del haz ventral sobre el ceratobranquial I es medial respecto de la del haz dorsal
Subarcualis rectus II-IV	Cara ventromedial del ceratobranquial IV – proceso branquial	
Subarcualis rectus II-IV lateralis	Región distal del ceratobranquial IV – proceso branquial	
Subarcualis obliquus	Proceso urobranquial – proceso branquial	
Diaphragmatobranchialis	Peritoneo – ceratobranquial III	
Rectus cervicis	Peritoneo – proceso branquial	
Rectus abdominis	Peritoneo, aproximadamente a la mitad del abdomen – cintura pélvica	

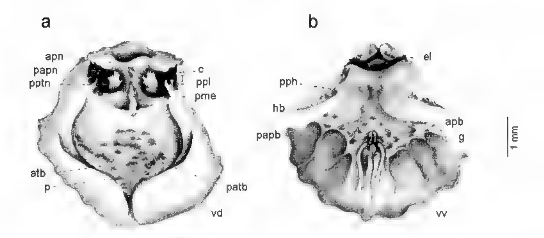


Fig 2 Cavidad bucal de *Chiasmocleis panamensis*, estadio 36. (a) Techo de la boca. (b) Piso de la boca apb, arena del piso de la boca; apn, arena prenarial, atb, arena del techo de la boca, c, coana, el, esbozo lingual, g, glotis, hb, hendidura bucal; p, pústula; papb, papila de la arena del piso de la boca; papn, papila de la arena prenarial; patb, papila de la arena del techo de la boca, pme, pliegue mediano; pph, papila prehendidura; ppl, papila del pliegue lateral, pptn, papila postnarial; vd, velo dorsal; vv, velo ventral.

La morfología interna en cambio, parece ser relativamente uniforme en la familia, aún cuando la información al respecto es escasa. La cavidad bucofaríngea de *Chiasmocleis panamensis*, por ejemplo, presenta una serie de características comunes en muchas de las especies previamente descriptas: *Chaperina fusca*, *Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis bicolor*, *Hypopachus barberi*, *Microhyla borneensis*, *M butleri*, *M. ornata*, *M perparva*, *M petrigena*, *Micryletta steinegeri*, *Otophryne pyburni*, *Phrynomantis annectens* (Savage, 1955; Gradwell, 1974; Inger, 1985; Wassersug & Pyburn, 1987, Chou & Lin, 1997, Echeverría & Lavilla, 2000; Ulloa Kreisel, 2003). Son típicas la presencia de una papila o pliegue prenarial, coanas no perforadas con una gran papila o palpo postnarial emergiendo de su margen posterior, papilas prehendidura desarrolladas, papilas linguales ausentes, techo y piso de la boca casi desnudos, con papilas altas bilateralmente dispuestas a ambos lados de la glotis, glotis expuesta y localizada entre las dos secciones del velo ventral muy desarrollado y alargado en sentido anteroposterior (fig 2-3) *Microhyla berdmorei* y *M heymonsi*, una forma neustonica con boca umbeliforme, presentan una configuración diferente, aunque algunas de las ya mencionadas características comunes en la familia todavía pueden reconocerse, como las papilas linguales ausentes, las papilas prehendidura, las papilas localizadas a ambos lados de la glotis, las narinas no perforadas y con una papila (o en este caso, un pliegue en forma de lengua), y la glotis localizada muy anteriormente (Wassersug, 1980, Chou & Lin, 1997) Por último, *Scaphiophryne calcarata* presenta también muchas de estas características, acompañadas de caracteres tipo Ranidae, como la configuración de las trampas branquiales (Wassersug, 1984).

La uniformidad morfológica se registra también a nivel de esqueleto cartilaginoso. Si bien la información es escasa, debido al pequeño porcentaje de descripciones de condro-

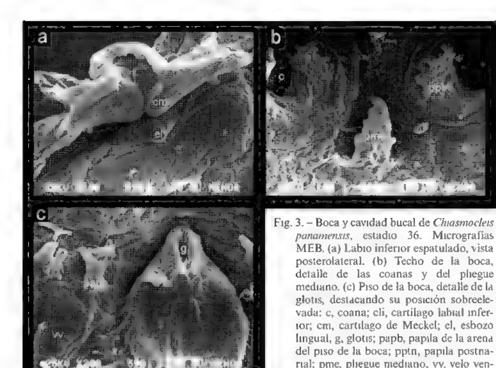


Fig. 3. – Boca y cavidad bucal de *Chiasmocleis panamensis*, estadio 36. Micrografías MEB. (a) Labio inferior espatulado, vista posterolateral. (b) Techo de la boca, detalle de las coanas y del pliegue mediano. (c) Piso de la boca, detalle de la glotis, destacando su posición sobreelevada: c, coana; cli, cartílago labial inferior; cm, cartílago de Meckel; el, esbozo lingual, g, glotis; papb, papila de la arena del piso de la boca; pptn, papila postnarial; pme, pliegue mediano, vv, velo ventral

cráneos disponibles, algunos caracteres han sido propuestos como sinapomorfías a nivel de familia, como el cartílago de Meckel en forma de pala, cartílago accesorio soportando dorsalmente las láminas filtradoras, presencia de procesos lateral posterior del palatocuadrado y subótico (HAAS, 2003). Los renacuajos de *C. panamensis* comparten estos rasgos mencionados, y la configuración general del esqueleto es similar a la de la especie cogenérica *C. leucosticta* (LAVILLA & LANGONE, 1994). Un carácter variable entre los microhílidos conocidos es la presencia del proceso ventrolateral del palatocuadrado (fig. 6). Este proceso está reducido o ausente en los renacuajos de *C. panamensis* analizados en este estudio, en *D. muelleri* (LAVILLA, 1992, observaciones personales), *Dyscophus antongilii*, *Kaloula pulchra*, *Paradoxophyla palmata*, *Phrynomantis bifasciatus* (HAAS, 2003), *P. annectens* (GRADWELL, 1974), *M. ornata* y *Uperodon systoma* (RAMASWAMI, 1940), y es muy largo y desarrollado en *E. bicolor* (LAVILLA & LANGONE, 1995, HAAS, 2003, observaciones personales), *Gastrophryne carolinensis* (WASSERSUG & HOFF, 1982; HAAS, 2003) y *Hamptophryne boliviana* (DE SÁ & TRUEB, 1991; HAAS, 2003). HAAS (2003) considera la presencia de este proceso como una sinapomorfía de los microhílidos americanos, de ser así, su ausencia en *Dermatonotus* sería una reversión. Otro carácter con cierta variación es la presencia de una cresta parótica muy desarrollada, en forma de lámina cartilaginosa irregular y parcialmente fenestrada, que se extiende entre la cápsula ótica y la región posterior del palatocuadrado (fig. 6). Entre las especies conocidas, está presente en *D. muelleri* (LAVILLA, 1992, observaciones personales), *G.*

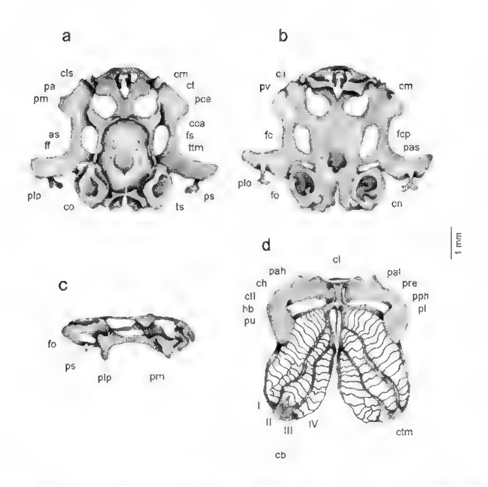


Fig. 4. – Esqueleto cartilaginoso de *Chiasmocleis panamensis*, estadio 35. (a) Condrocraneo, vista dorsal. (b) Condrocraneo, vista ventral. (c) Condrocraneo, vista lateral. (d) Esqueleto hiobranquial, vista ventral: as, arco subocular; cb(I-IV), ceratobranquiales; cca, comisura cuadradocraneal anterior; ch, ceratohial; cI, cópula I; cII, cópula II; cli, cartílago labial inferior; cls, cartílago labial superior; cm, cartílago de Meckel; cn, canal de la notocorda; co, capsula ótica; ct, cuerno trabecular; ctm, comisura terminal; fc, foramen carotideo; fcp, foramen craniopalatino; ff, fenestra frontoparietal; fo, fenestra oval; fs, fenestra subocular; hb, hipobranquial; pa, pars articularis; pah, proceso anterior hial; pal, proceso anterolateral; pas, proceso ascendente; pce, proceso cuadradoetmoidal; pl, proceso lateral; plo, proceso larval ótico; plp, proceso lateral posterior; pm, proceso muscular; pph, proceso posterior hial; pre, pars reuniens; ps, proceso subotico; pu, proceso urobranquial; pv, proceso ventrolateral; ts, techo sinotico; ttm, *taenia tecti marginalis*.

carolinensis (Wassersug & Hoff, 1982; Haas, 2003), *H. boliviana* (De Sá & Trueb, 1991; Haas, 2003), *H. barberi* (Sokol, 1975, 1981), *K. pulchra* (Haas, 2003) y *O. pyburni* (Wassersug & Pyburn, 1987), y falta en *C. panamensis* y *C. leucosticta* (Lavilla & Langone, 1994), *M. ornata* y *U. systoma* (Ramaswami, 1940), y aparentemente *Hypopachus variolosus* (Star-

RETT, 1968). Los renacuajos de *E. bicolor* descriptos por HAAS (2003) presentan cresta parótica desarrollada, y en los descriptos por LAVILLA & LANGONE (1995) y observados personalmente, la cresta no está diferenciada, lo que pone de manifiesto la variabilidad intraespecífica de este carácter (los renacuajos estudiados se encuentran en estadios de desarrollo comparables, por lo que puede descartarse variación ontogenética). Finalmente, en el esqueleto hiobranquial no hay diferencias marcadas en las especies descriptas. Estas formas cuentan con canastillas branquiales muy desarrolladas, que ocupan más de un 70 % del área total del esqueleto hiobranquial, con ceratobranquiales con numerosas proyecciones laterales anastomosadas, ceratohiales elongados y con procesos laterales expandidos ventralmente, y un proceso urobranquial muy largo y delgado – excepto en *D. antongilii*, *O. pyburni* y *Scaphiophryne madagascariensis* (WASSERSUG, 1984; HAAS, 2003). DE SÁ & TRUEB (1991) reportaron diferencias en la forma de la cópula I, en la presencia y relación de la *pars reuniens* con los ceratohiales, y en la presencia de hipobranquiales y espículas. Los renacuajos de *Hoplophryne* constituyen una excepción notable: en ambas especies descriptas, *H. rogersi* y *H. uluguruensis*, el esqueleto cartilaginoso está muy modificado, con un notable desarrollo de los cartílagos labiales inferiores y de Meckel, y una marcada reducción de estructuras en el esqueleto hiobranquial, con ausencia de proceso urobranquial y ceratobranquiales II-IV (NOBLE, 1929).

Por último, con respecto a la musculatura craneal, las únicas especies en quienes se cuenta con descripciones completas son *H. rogersi* y *H. uluguruensis* (NOBLE, 1929), *P. annectens* (GRADWELL, 1974), y *D. antongilii*, *E. bicolor*, *G. carolinensis*, *H. boliviana*, *K. pulchra*, *P. palmata*, *P. bifasciatus* y *S. madagascariensis* (HAAS, 2001, 2003). El estudio de HAAS (2003) propone numerosos caracteres musculares como sinapomorfías de la familia, por ejemplo, m. *geniohyoideus* con origen difuso próximo a la glándula tiroidea, m. *suspensoriohyoideus* originado muy posteriormente, mm. *tympanopharyngeus* y *levator mandibulae lateralis* ausentes, m. *l. m. externus* en un único haz, y mm. del complejo *angularis* compactos y difíciles de diferenciar. Las larvas de *Chiasmocleis panamensis* analizadas en este estudio, *D. muelleri* (observaciones personales) y *P. annectens* (GRADWELL, 1974), no incluidas en la matriz de HAAS (2003), coinciden en estos caracteres, y presentan otros también comunes a la gran mayoría de las especies descriptas, mm. *intermandibularis* e *interhyoideus* unidos formando una estructura en forma de X, m. *interhyoideus posterior* desarrollado y extenso, inserción del m. *mandibulolabialis* en el cartílago labial inferior, *subarcualis rectus II-IV lateralis* presente, y mm. *l. m. longus* e *internus* con inserción muy anterior sobre el arco subocular (fig. 5, 7). Lo mismo sucede con las especies estudiadas por STARRETT (1968) (*Gastrophryne olivacea*, *G. usta*, *H. barberi*, *H. variolosus*, *Kaloula borealis*, *M. butleri*, *M. heymonsi*), al menos en aquellas características de la musculatura mandibular y hiobranquial mencionadas en el trabajo.

La configuración de algunos músculos varía entre las especies conocidas. Por ejemplo, el m. *levator mandibular longus* de *D. muelleri* (y de algunas de las especies mencionadas por STARRETT, 1968) no evidencia división en mm. *l. m. l. superficialis* y *profundus*, sino que un único músculo desarrollado y compacto se extiende entre la región anterior de la cara dorsal y borde posterior del proceso muscular del palatocuadrado, y la cara dorsal del cartílago de Meckel (fig. 7). El m. *suspensoriohyoideus* se inserta muy posteriormente en todas las especies, ya sea en la región posterior del palatocuadrado (e.g., *Chiasmocleis*, *Dermatonotus* – observaciones personales –, *Dyscophus*, *Paradoxophyla*, *Phrynomantis*, *Scaphiophryne* – HAAS,

a

lme
mlp
lmis
lm
oh
sh
lb

b

ma
lmls
lm
1 mm

c

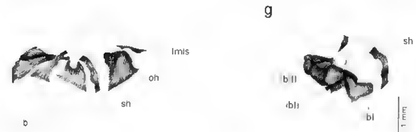
m
ml
qa+sa
ha
ih
sri
1 mm
sh
so
lbl
srl IV
srll IVlat
lbl
cb I
cbl I
lblII
lbIV
rc
db
cbIV

d

ra
1 mm

e

gh



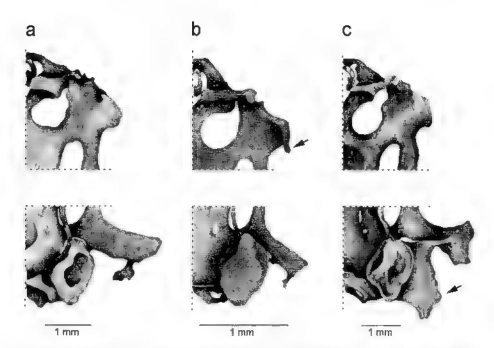


Fig. 6. Condrocráneos de *Chiasmocleis panamensis*, *Elachistocleis bicolor* y *Dermatonotus muelleri*. (a) *Chiasmocleis panamensis*, estadio 35. (b) *Elachistocleis bicolor*, estadio 35. (c) *Dermatonotus muelleri*, estadio 34. Nótese el desarrollo del proceso ventrolateral del palatocuadrado en *Elachistocleis*, y de la cresta parótica en *Dermatonotus* (flechas).

2003), o en la cara ventral de la cápsula ótica (e.g., *Elachistocleis, Gastrophryne, Hamptophryne, Kaloula* – Haas, 2003). Con respecto a la musculatura branquial, el m. *levator arcuum branchialum III* tiene una disposición particular en los microhílidos neotropicales revisados por Haas (2003), y esto se verifica en *C. panamensis* y *D. muelleri*. Este músculo está dividido claramente en dos porciones, que se cruzan de forma característica, pasando la porción más medial dorsalmente respecto de la lateral, para insertarse lateralmente en la cara ventral del proceso lateral posterior (fig. 5 y 7). El m. *subarcualis rectus I* varía en el número de haces que lo conforman. En *Paradoxophyla* y *Phrynomantis* spp. existe un único haz, entre la base del proceso posterior hial y la región proximal del ceratobranquial I (Haas, 2003). En

Fig. 5. Musculatura de *Chiasmocleis panamensis*, estadio 35. (a) Vista dorsal, plano superficial. (b) Vista dorsal, detalle del plano profundo. (c) Vista ventral. (d) Vista ventral, detalle del m. *rectus abdominis*. (e) Vista ventral, detalle del m. *subarcualis rectus I*, mostrando el segundo haz ventral. (f) Vista lateral. (g) Vista lateral, detalle de las inserciones de los mm. *levatores arcuum branchialum I-III* y *suspensoriohyoideus*. cb(II-IV), *constrictor branchialis*; db, *diaphragmatobranchialis*; ha, *hyoangularis*; ih, *interhyoideus*; im, *intermandibularis*; lb(I-IV), *levator arcuum branchialum*; lma, *levator mandibulae articularis*; lme, *levator mandibulae externus*; lmi, *levator mandibulae internus*; lmlp, *levator mandibulae longus profundus*; lmls, *levator mandibulae longus superficialis*; ml, *mandibulolabialis*; oh, *orbitohyoideus*; qa+sa, *quadratoangularis + suspensorioangularis*; ra, *rectus abdominis*; rc, *rectus cervicis*; sh, *suspensoriohyoideus*; so, *subarcualis obliquus*; srI, *subarcualis rectus I*; srII-IV, *subarcualis rectus II-IV*; srII-IVlat, *subarcualis rectus II-IV lateralis*.

Dermatonotus, y renacuajos de *Dyscophus*, *Elachistocleis*, *Gastrophryne*, *Hamptophryne*, *Kaloula*, y *Scaphiophryne* revisados por HAAS (2003), el músculo está conformado por dos haces, uno dorsal, inserto en el ceratobranquial I o espícula I, y uno ventral, inserto en la región proximal del ceratobranquial I o ceratobranquial II. Por último, existen tres haces en *Chiasmocleis* y en *Elachistocleis* (observaciones personales; fig. 5 y 7), con un segundo haz ventral muy delgado, que se extiende desde un pequeño proceso localizado lateralmente al proceso posterior hial hasta el proceso branquial, entre los ceratobranquiales II y III. Los renacuajos de *Otophryne* y *Hoplophryne* presentan algunas características musculares comunes a los demás microhílidos, acompañadas de rasgos presumiblemente ligados a sus inusuales modos de vida. En *Otophryne pyburni*, por ejemplo, el m. *orbitohyoideus* está muy desarrollado, y cubre un m. *suspensoriohyoideus* muy corto, los músculos del complejo *angularis* están también muy desarrollados y presentan una disposición inusual, con el m. *suspensorioangularis* superpuesto al m. *hyoangularis*, y el m. *rectus abdominis* es muy largo, alcanzando los ceratohiales en su inserción anterior (WASSERSUG & PYBURN, 1987). Los renacuajos de *Hoplophryne* presentan algunas características similares a otros microhílidos (mm. *intermandibularis* e *interhyoideus* unidos por sus aponeurosis medias, y mm. *levator mandibulae externus* y *subarcualis rectus I* en un único haz), pero en otros rasgos, sin embargo, muestran considerables diferencias (mm. *mandibulolabialis* e *interhyoideus posterior* ausentes, y m. *rectus abdominis* muy desarrollado, inserto en los ceratobranquiales I). Con la musculatura branquial ocurre algo muy interesante, ya que a pesar de la reducción de las estructuras cartilaginosas, la mayoría de los musculos está presente, y sólo hay cambios en los sitios de inserción (v.g., mm. *levatores arcuum branchialium I-IV*, *constrictores branchiales II-III*) (NOBLE, 1929).

Por último, un breve comentario acerca de cuestiones ecomorfológicas en renacuajos de Microhylidae merece consideración. Siguiendo el trabajo de ALTIG & JOHNSTON (1989, actualizado en MCDIARMID & ALTIG, 1999), se observa que la mayoría de las especies de vida libre y alimentación activa puede ser asignada al gremio de los renacuajos suspensívoros, cuyos representantes obtienen el alimento ingresando grandes cantidades de agua a la cavidad bucal, y reteniendo las particulas alimenticias con variadas estructuras filtradoras y aglutinadoras, a nivel bucal y branquial. Características morfológicas típicas de este tipo de larvas son la boca carente de estructuras queratinizadas, cavidad bucal amplia, provista de estructuras filtradoras y zonas glandulares conspicuas, valor de brazo de palanca interno bajo, ángulo de rotación del ceratohial amplio, canastilla branquial compleja y voluminosa, soportando filtros branquiales muy desarrollados, y musculatura elevadora del piso de la boca muy desarrollada, en comparación con la depresora (SEALE & WASSERSUG, 1979; WASSERSUG & HOFF, 1979, SATEL & WASSERSUG, 1981, VERA CANDIOTI, 2006). Observaciones de los tamaños de partículas alimenticias ingeridos por *E. bicolor* y *D. muelleri* revelan un predominio de items muy pequeños (< 1 1 de la longitud rostro-tubo proctodeal del renacuajo; observaciones personales). Adicionalmente, dada la semejanza en la configuración del aparato hiobranquial de estas especies con las larvas de *Xenopus laevis*, parece probable que la capacidad para retener partículas de tamaño ínfimo demostrada por este último (0,126 µm; WASSERSUG, 1972), se verifique también en larvas de microhílidos.

Los renacuajos de *Scaphiophryne* comparten algunas de las características morfológicas mencionadas (volumen de la cavidad bucal relativamente amplio, canastilla y filtros branquiales desarrollados), y se reportan como suspensívoros, suspensívoro-raspadores, y en



Fig. 7. Musculatura de *Elachistocleis bicolor* y *Dermatonotus muelleri*. (a) *Elachistocleis bicolor*, estadio 34. (b) *Dermatonotus muelleri*, estadio 35. Nótese el segundo haz ventral del m. *subarcualis rectus I* y el m. *suspensoriohyoideus* inserto en la cápsula ótica, en *Elachistocleis*, y el m. *levator mandibulae longus* indiviso, en *Dermatonotus* (flechas).

ocasiones macrófagos carnívoros (Blommers-Schlosser, 1975, Wassersug, 1984, 1989; McDiarmid & Altig, 1999*b*). Al menos dos especies, *Microhyla heymonsi* y *M. achatina*, se asignan al gremio de los renacuajos neustónicos. Estas formas se identifican por su inusual boca umbeliforme, y una alimentación, en principio, a base de partículas obtenidas de la película superficial en los cuerpos de agua. Para *M. heymonsi*, Satel & Wassersug (1981) mencionan una musculatura elevadora y depresora del piso de la boca en proporción 1·2, resultando un valor de relación entre ambos músculos más bajo que en las formas suspensívoras, similar al valor reportado para larvas de morfología generalizada. Con respecto a la dieta, estas formas han sido reportadas como capaces de alimentación macrófaga (Smith, 1916; Heyer, 1973). Por último, los renacuajos de *Hoplophryne rogersi* y *H. uluguruensis* se asignan al grupo de renacuajos arborícolas (Noble, 1929; McDiarmid & Altig, 1999*b*), y numerosas características pueden ser relacionadas al tipo de microhábitat y alimentación. *H. rogersi* se alimenta principalmente de artrópodos, restos vegetales y huevos de anuros, y como otros renacuajos macrófagos, presenta ceratohiales robustos, canastilla branquial reducida, en este caso incluso con ausencia de ceratobranquiales y filtros branquiales, y musculatura depresora del piso de la boca compacta y desarrollada (Noble, 1929).

Las larvas de anuros están demostrando ser de utilidad a la hora de seleccionar caracteres para reconstruir filogenias, dada su gran variabilidad morfológica a diferentes niveles. Se espera entonces que la información básica, con descripciones completas de variados aspectos, contribuya en la realización de trabajos comprensivos a nivel supraespecífico, y con ello a un mejor entendimiento de esta interesante familia.

Resumen

En este trabajo se describe la larva de *Chiasmocleis panamensis*, analizando la morfología externa, la cavidad bucal, el esqueleto cartilaginoso y la musculatura. La morfología externa es similar a otras especies del género, con boca carente de piezas queratinizadas, pliegues labiales, labio inferior espatulado, narinas no perforadas y espiráculo ventral. La cavidad bucal presenta numerosos caracteres comunes con otros microhílidos, como papilas postnariales, ausencia de papilas linguales, techo y piso bucales con escasa papilación, a excepción de papilas altas a ambos lados de la glotis, localizada muy anteriormente. Características músculo-esqueletales como la presencia de los procesos lateral posterior y subótico del palatocuadrado, proceso urobranquial largo, y la configuración particular de los mm. *mandibulolabialis*, *intermandibularis*, *interhyoideus*, *suspensoriohyoideus*, entre otros, son frecuentes entre los microhílidos. Caracteres distintivos son la reducción del proceso ventrolateral del palatocuadrado y de la cresta parótica, el cruzamiento de las fibras del m. *levator arcuum branchialium III*, y la presencia de un segundo haz ventral en el m. *subarcualis rectus I*. Rasgos como la ausencia de piezas bucales queratinizadas, el desarrollo de la canastilla y filtros branquiales, y de las zonas secretoras de mucus aglutinante, indican una alimentación del tipo suspensívora.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al soporte económico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina), y de la Smithsonian Tropical Research Institution (STRI). Los renacuajos fueron colectados con permiso de la Secretaría de Estado de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Santa Fe, la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Salta, y la Direccion Nacional de Patrimonio Natural, Servicio Nacional de Administracion de Areas Protegidas y Vida Silvestre (Panama). Agradezco especialmente a Daniel Del Barco, Ana Ines Arce, Orelis Arosemena y Cesar Jaramillo por su ayuda para tramitar los permisos correspondientes. Agradezco tambien a Stanley Rand, Ximena Bernal y Kathleen Lynch, por su ayuda y compañia invaluables durante mi estadia en Gamboa.

LITERATURA CITADA

ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F., 1989. – Guilds of anuran larvae: Relationships among developmental modes, morphologies and habits. *Herp. Monogr.*, **2**: 81-109.

ALTIG, R. & MCDIARMID, R., 1999. - Body plan. Development and morphology. *In* MCDIARMID & ALTIG (1999*a*): 24-51.

BLOMMERS-SCHLOSSER, R. M. A., 1975. – Observations on the larval development of some Malagasy frogs, with notes on their ecology and biology (Anura, Dyscophinae, Scaphiophryninae and Cophylinae). *Beaufortia*, **24**: 7-26.

BOCK, J. W. & SHEAR, C. R., 1972. – A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anat. Anz.*, **130**: 222-227.

CHOU, W.-H. & LIN, J.-Y., 1997. – Tadpoles of Taiwan. *Natn. Mus. nat. Sci. spec. Publ.*, **7**: i-iv + 1-98.

DE SA, R. O. & TRUEB, L., 1991. – Osteology, skeletal development, and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). *J. Morph.*, **209**: 311-330.

DONNELLY, M. A., DE SA, R. O. & GUYER, C., 1990. – Description of the tadpoles of *Gastrophryne pictiventris* and *Nelsonophryne aterrima* (Anura: Microhylidae), with a review of morphological variation in free-swimming microhylid larvae. *Am. Mus. Novit.*, **2976**: 1-19.

DUELLMAN, W. E., 1978. – The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Publ. nat. Hist. Univ. Kansas*, **65**: 1-352.

ECHEVERRIA, D. D. & LAVILLA, E. O., 2000. – Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. *J. Herp.*, **34**, 517-523.

FIORITO DE LOPEZ, L. E. & ECHEVERRÍA, D. D., 1984. – Morfogenesis de los dientes larvales y pico corneo de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae). *Rev. Mus. arg. Cs. nat. Zool.*, **13**: 573-578.

GOSNER, K. L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

GRADWELL, N., 1974. – Description of the tadpole of *Phrynomerus annectens* and comments on its gill irrigation mechanism. *Herpetologica*, **30**: 53-62.

HAAS, A., 2001. – Mandibular arches musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *J. Morph.*, **247**: 1-33.

----- 2003. – Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, **19**: 23-89.

HEYER, W. R., 1973. – Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. *J. Herp.*, **7**: 337-361.

INGER, R. F., 1985. – Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana: Zool.*, **26**: 1-89.

LAVILLA, E. O., 1992. - The tadpole of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, **10**: 63-71.

LAVILLA, E. O. & LANGONE, J., 1994. – Condrocraneo y esqueleto visceral de larvas de *Chiasmocleis leucosticta* (Anura: Microhylidae). *Libro de Resumenes*, X Reunion de Comunicaciones herpetológicas de la A. H. A., Mar del Plata, Argentina, 19-21 Octubre 1994: 36.

----- 1995. – Estructura del condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae). *Cuad. Herp.*, 9: 45-49.
McDiarmid, R. W. & Altig, R. (ed.), 1999*a*. – *Tadpoles. The biology of anuran larvae*. Chicago & London, University of Chicago Press: i-xv + 1-444.
McDiarmid, R. W & Altig, R., 1999*b*. – Research. Materials and techniques. *In*: McDiarmid & Altig (1999*a*): 7-23.
Noble, G. K., 1929. – The adaptive modifications of the arboreal tadpoles of *Hoplophryne* and the torrent tadpoles of *Staurois*. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, 58: 291-337.
Ramaswami, L. S., 1940. – Some aspects of the chondrocranium of the South Indian frogs. *J. Mysore Univ.*, 1: 15-41.
Satel, S. & Wassersug, R. J., 1981. – On the relative sizes of buccal floor depressor and elevator musculature in tadpoles. *Copeia*, 1981: 129-137.
Savage, R. M., 1955. – The ingestive, digestive and respiratory systems of the microhylid tadpole, *Hypopachus aquae*. *Copeia*, 1955: 120-127.
Schlüter, A. & Salas, W., 1991. – Reproduction, tadpoles, and ecological aspects of three syntopic microhylid species from Peru (Amphibia: Microhylidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Serie A (*Biologie*), 458: 1-17.
Seale, D. & Wassersug, R. J., 1979. – Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. *Oecologia*, 39: 259-272.
Smith, M. A., 1916. – Descriptions of five tadpoles from Siam. *J. nat. Hist. Siam*, 2: 37-43.
Sokol, O. M., 1975. – The phylogeny of anuran larvae: A new look. *Copeia*, 1975: 1-24.
----- 1981. – Larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *J. Morph.*, 169: 161-193.
Starrett, P. H., 1968. – *The phylogenetical significance of the jaw musculature in anuran amphibians*. PhD Thesis, University of Michigan: 1-179.
Ulloa Kreisel, Z. E., 2003. – *Estructuras con función digestiva en larvas de anfibios anuros del NOA*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán: 1-189.
Vera Candioti, M. F., 2006. – Ecomorphological guilds in anuran larvae: an application of geometric morphometric methods. *Herp. J.*, 16: 149-162.
Wassersug, R. J., 1972. – The mechanism of ultraplanktonic entrapment in anuran larvae. *J. Morph.*, 137: 279-288.
----- 1976*a*. – Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occas. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, 48: 1-23.
----- 1976*b*. – A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technol.*, 51: 131-134.
----- 1980. – Internal oral features of larvae from eight anuran families. Functional, systematics, evolutionary and ecological considerations. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, 65: 1-146.
----- 1984. – The *Pseudohemisus* tadpole: a morphological link between microhylid (Orton Type 2) and ranoid (Orton Type 4) larvae. *Herpetologica*, 40: 138-149.
----- 1989. – What, if anything is a microhylid (Orton Type II) tadpole? *Forts. Zool.*, 35: 534-538.
Wassersug, R. J. & Hoff, K., 1979. – A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. *Biol. J. Linn. Soc.*, 12: 225-259.
----- 1982. – Developmental changes in the orientation of the anuran jaw suspension. A preliminary exploration into the evolution of anuran metamorphosis. *Evol. Biol.*, 15: 223-246.
Wassersug, R. J. & Pyburn, W. F., 1987. – The biology of the Pe-ret' toad, *Otophryne robusta* (Microhylidae), with special consideration of its fossorial larva and systematic relationships. *Zool. J. Linn. Soc.*, 91: 137-169.
Wogel, H., Abrunhosa, P. A. & Prado, G. M., 2004. – The tadpole of *Chiasmocleis carvalhoi* and the advertisement calls of three species of *Chiasmocleis* (Anura, Microhylidae) from the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 3: 133-140.

Corresponding editor: Miguel Vences.

Alytes, 2006, **24** (1-4): 109-116.

The tadpole of *Physalaemus lisei* Braun & Braun, 1977 (Anura, Leptodactylidae) from southern Brazil

Camila Both*, Axel Kwet** & Mirco Solé***

* Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria, Faixa de Camobi, Km 9, 97105-900, Santa Maria – RS, Brazil
<camilaboth@hotmail.com>
** Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Zoologie, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany
<kwet.smns@naturkundemuseum-bw.de>
*** Zoologisches Institut der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, 72076 Tübingen, Germany
<mirco.sole@uni-tuebingen.de>

The tadpole of *Physalaemus lisei* is described from Rio Grande do Sul State, Brazil. Data on the external and internal morphology are presented, along with life history notes. A comparison between the *Physalaemus* species known from Rio Grande do Sul is presented, including all available information from literature.

Introduction

The genus *Physalaemus* comprises 43 described species, which are distributed in Central and South America, ranging from Mexico to Uruguay and adjacent Argentina (Weber et al., 2005). Eight species of *Physalaemus* are currently known from the state of Rio Grande do Sul in southern Brazil: *P. biligonigerus*, *P. cuvieri*, *P. gracilis*, *P. henselii*, *P. lisei*, *P. nanus*, *P. riograndensis* and *P.* cf. *gracilis* (Kwet, 2001). The external morphology of the tadpoles of five of these species has been previously described: *P. biligonigerus* (Fernández & Fernández, 1921), *P. cuvieri* (Bokermann, 1962; Heyer et al., 1990), *P. gracilis* (Langone, 1989), *P. henselii* (Barrio, 1953, 1964) and *P. riograndensis* (Kehr et al., 2004). No data have yet been published on the larvae of *P. lisei* and *P. nanus*.

Physalaemus lisei Braun & Braun, 1977 occurs in the mountain region of northeastern Rio Grande do Sul (Braun & Braun, 1977). This species usually inhabits damp woodland and is frequently found in secondary forests or transition zones from woodland to grassland (Kwet & Di-Bernardo, 1999). In this paper, we provide additional data on the life history of *P. lisei* and describe the external morphology of the tadpole for the first time. Our description is compared with descriptions available for congeneric tadpoles occurring in Rio Grande do Sul.

Table 1. – Measurements (in millimetres) of tadpoles of *Physalaemus lisei*. *x*, mean, *s*, standard deviation.

Stage	25		27		28		32		34	36	37		40
Sample size	10		2		7		2		1	1	3		1
	x	*s*	*x*	*s*	*x*	*s*	*x*	*s*			*x*	*s*	
Total length	10.9	2.7	13.8	0.2	16.8	1.1	17.5	2.1	17.7	19.1	23.7	0.4	25.2
Body length	4.4	1.4	5.8	0.8	6.7	0.5	7.4	0.2	7.1	7.8	9.8	0.2	9.5
Body width	3.2	1.0	4.2	0.5	4.9	0.4	5.5	0.1	6.0	5.8	7.3	0.6	6.0
Body height	2.6	0.9	3.6	0.5	3.5	0.2	4.5	0.4	4.5	4.9	5.5	0.3	4.5
Tail length	6.5	1.3	8.1	0.5	10.2	0.6	10.1	1.8	10.6	11.2	13.9	0.2	15.7
Eye diameter	0.4	0.1	0.6	0.0	0.7	0.1	0.8	0.1	0.8	0.9	1.1	0.0	1.2
Oral disc width	1.2	0.3	1.3	0.1	1.7	0.1	1.7	0.0	1.8	2.0	2.2	0.0	2.2
Interorbital distance	1.4	0.4	1.5	0.2	1.8	0.1	2.2	0.2	2.3	2.3	3.0	0.1	2.9
Internarial distance	0.7	0.2	0.7	0.1	0.9	0.1	1.0	0.1	1.1	1.2	1.4	0.1	1.4
Eye-nostril distance	0.6	0.2	0.8	0.0	0.9	0.1	1.0	0.1	1.2	1.2	1.7	0.0	1.7
Nostril-snout distance	1.1	0.3	1.2	0.0	1.4	0.1	1.2	0.1	1.4	1.4	2.0	0.1	2.2

Materials and methods

Adult specimens of *Physalaemus lisei* were collected at the Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata, municipality of São Francisco de Paula, Serra Geral region of Rio Grande do Sul, Brazil, at 29°27'-29°35'S and 50°08'-50°15'W (Kwet, 2001). Amplectant pairs were collected at temporary ponds and maintained in captivity until spawning. Foam nests were transferred to an artificial pond measuring 100 × 100 × 40 cm excavated in a field near the collection site. Previously we raised tadpoles in aquaria, but these tadpoles often showed reduced growth rates and malformations of the oral apparatus. To avoid eventual predators, the artificial pond was filled with water two days before the eggs were transferred. The larvae fed on algae and detritus naturally occurring in the pond. We did not provide additional food.

Tadpoles were collected on days 9, 33 and 45 after hatching. Larvae were conserved in 70 % alcohol and deposited in the collection of the MCP (Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brazil). We analysed 27 specimens, MCP 3889, nine tadpoles collected on 4 January 1999, MCP 3890, four tadpoles collected on 4 January 1999, MCP 3891, 10 tadpoles collected on 23 December 1998, MCP 3892, 7 tadpoles collected on 23 December 1998, MCP 3895, 10 tadpoles collected on 29 November 1998, MCP 4953, 7 tadpoles collected on 22 January 2001. Measurements were taken to the nearest 0.01 mm with a stereomicroscope (tab. 1), following the terminology of Altig & McDiarmid (1999). The labial tooth row formula (LTRF) and developmental stages follow Altig (1970) and Gosner (1960). The internal oral anatomy was studied under a scanning electron microscope. The terminology follows Wassersug (1976).

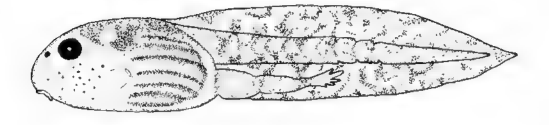


Fig 1 Tadpole of *Physalaemus lisei* lateral view Specimen MCP 3893 (Gosner's stage 37) Scale line 1 cm.

RESULTS

EXTERNAL MORPHOLOGY

Body oval in dorsal view, depressed, approximately 40.1 % (± 2 9 according to the stage) of total length (fig. 1). Snout rounded in dorsal and lateral views. Nostrils round, directed dorsolaterally; closer to eyes than to snout; internarial distance approximately 48 % (± 5.3) of interorbital distance. Eyes dorsal, directed laterally. Spiracle sinistral, located anterior to midbody; lateral wall not free, directed posteriorly. Anal tube dextral, directed posteriorly.

Tail higher than body, about 59 8 % (± 2.9) of total length. Dorsal fin convex, ventral fin almost straight, origin of dorsal fin at body-tail junction. Fins gently tapering to acuminate tip. Caudal muscles not clearly defined

Oral disc emarginated and anteroventral, width 35 4 % (± 6 1) of body width (fig 2). Lower jaw sheath and upper jaw sheath keratinized. Upper jaw sheath arch-shaped, lower jaw sheath V-shaped, both wider than high and finely serrate. A single row of marginal papillae surrounding oral disk, an extensive rostral gap present, no mental gap. Submarginal papillae absent Labial teeth small, closely spaced. Tooth row formula 2(2)/3(1).

In preserved specimens, gut visible by transparency. Some specimens with a brownish coloration visible on dorsum and on tail muscle. Area surrounding the eyes overall lighter. Tail fins transparent with irregular brownish marks. Lateral line system not visible

INTERNAL ORAL STRUCTURES

Buccal roof (fig. 3A) elongated with semicircular prenarial and postnarial arena Prenarial arena without papillae Ridge present at the middle of the prenarial arena, its width approximately 60 % of the arena's width, with the edge pustulated Postnarial arena with two long lateral ridge papillae. Internal nares oblique in orientation. Narial valve projection ornamented with irregular pustulations. Median ridge slightly inclined towards the rostrum,

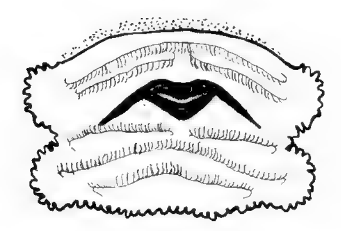


Fig. 2. Tadpole of *Physalaemus lisei* oral disc. Specimen MCP 3893 (Gosner's stage 37). Scale line 2 mm.

overall trapezoidal in shape, its width approximately 50 % of the width of the postnarial arena, and with a pustulated edge. Buccal roof arena U-shaped delimited by four long and finger-like papillae on each side, buccal roof arena with scattered pustulations. Glandular zone with limits in semi-circular form, elevated on lateral parts.

Buccal floor (fig. 3B) triangular, shorter than buccal roof. Presence of six multiple-branching infralabial papillae, pustulated, four near lower beak and two positioned posteriorly. Five lingual papillae localised between the two last infralabial papillae, placed in the medial width of the tongue; four finger-like shaped, two on each side and closely spaced, laterally localised, and a medial bifurcate papilla, larger with ramifications. Buccal floor arena generally with four finger-like papillae on each side and few small pustulations. Ventral velum clearly visible with flaps in the medial part. Pustulations present on the flaps.

Notes on life history

We found 12 foam nests, each of which 3-4 cm in diameter. The minimum number of eggs counted was 397 and the maximum 779, with an average of 539 eggs. Two large, collective foam nests were found at a paddock in the study site. One nest containing 2004 eggs was observed on 20 November 1998 in a small pond measuring 0.75 × 0.75 m, whereas the other containing 1355 eggs was detected on 10 January 1999 in a flooded area.

Larvae of *Physalaemus lisei* were often observed in temporary ponds between or under stones and fallen leaves, scraping algae fixed on stones or particles deposited on the bottom. During feeding, tadpoles move slowly and preferentially use the bottom of shallow water

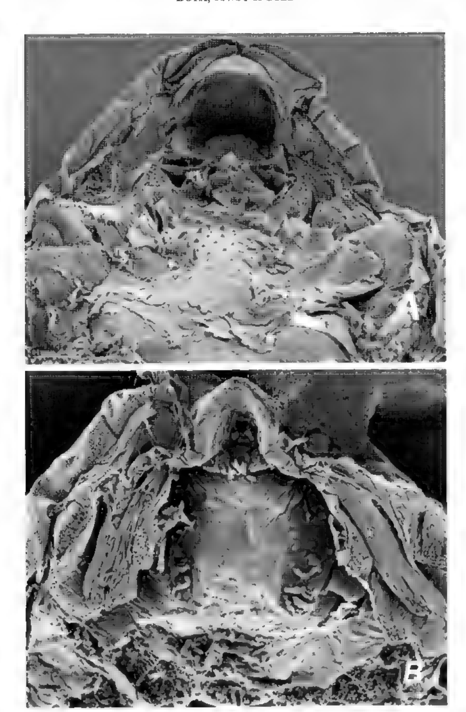


Fig. 3. Tadpole of *Physalaemus lisei*: section of the mouth (Gosner's stage 37). A, buccal roof of oral cavity; scale line: 0.5 mm). B, buccal floor; scale line: 0.2 mm.

Discussion

All *Physalaemus* tadpoles from Rio Grande do Sul are similar in their external morphology. In all species, the body is ovoid in dorsal view being wider than high, the vent tube is dextral and the spiracle sinistral. Eyes are dorsolateral, the oral disc is anteroventral and the overall coloration is brownish or greyish. Our measurements taken from larval *P. lisei* varied considerably between different stages, pointing out that morphometric data might not be suitable for the differentiation between tadpoles of different species of *Physalaemus*.

Although variable, the oral morphology allows the differentiation among tadpoles in some species, e.g., tadpoles of species in the *P. cuvieri* species group from Argentina, which can be distinguished solely based on their oral disc morphology (Kehr et al., 2004). Morphological characteristics also allow the distinction betweeen the tadpoles of *P. cuvieri*, *P. henselii*, *P. lisei* and *P. riograndensis* (*P. cuvieri* species group) and of *P. biligonigerus* and *P. gracilis* (*P. biligonigerus* species group) from Rio Grande do Sul. *Physalaemus biligonigerus* and *P. riograndensis* can easily be distinguished from other species by presenting only two lower tooth rows and from each other by their different tooth row formulae: *P. biligonigerus* 2(2)/2 (Fernández & Fernandez, 1921) and *P. riograndensis* 2(2)/2(1) (Langone, 1989) (tab. 2).

In some species of *Physalaemus*, the oral morphology was described using tadpoles from different populations. This led to some confusion. *Physalaemus henselii* was first described by Barrio (1953) with the tooth row formula 2(2)/3(1), whereas the same species was later described as having the formula 2/3(1) (Barrio, 1964). For *P. cuvieri*, Bokermann (1962) and Cei (1980) recorded the formula 2/3(1), but Heyer et al. (1990) reported the formula 2(2)/3(1). For *Physalaemus henselii* and *P. cuvieri*, the formula 2/3(1) was also reported (Bokermann, 1962; Barrio, 1964). These two species can be identified by the number of marginal papillae. Whereas *Physalaemus cuvieri* has a single row of marginal papillae, *P. henselii* has two rows of papillae which are located at the side near of the emargination. These marginal papillae might be also used to differentiate between other species of *Physalaemus*. *Physalaemus cuvieri* and *P. lisei* have a single row of marginal papillae, whereas *P. henselii* and *P. gracilis* present a double row. *Physalaemus cuvieri* can be distinguished from *P. lisei* by having a rostral and a mental gap, whereas *P. lisei* has only a rostral gap. *Physalaemus henselii* and *P. gracilis* can also be differentiated by the presence of gaps, the first has mental and rostral gaps, whereas the second has only a rostral gap.

However, in several species of *Physalaemus* the oral morphology cannot be used for the unambiguous differentiation of tadpoles, e.g., in *P. bokermanni* (Cardoso & Haddad, 1985) and *P. maculiventris* (Bokermann, 1963), which have the same tooth row formula and marginal papillae arrangement as *P. lisei*.

With regard to the foam nest size, *Physalaemus biligonigerus* seems to possess the largest nests within all species of *Physalaemus* known from Rio Grande do Sul, measuring 10-15 cm in diameter (Fernández & Fernández, 1921). *Physalaemus cuvieri* has mid sized foam nests of 5-6 cm in diameter containing 300-400 eggs (Kwet & Di-Bernardo, 1999). According to Cei (1980), the diameter is 7-9 cm. *Physalaemus lisei* and *P. henselii* have small sized foam nests, 3-4 cm in diameter. In the foam nests of *P. henselii*, Barrio (1953) found 200-250 eggs and Cei (1980) reported 250-300 eggs. In the present study, we observed egg numbers in *P. lisei*

Table 2. Comparison of oral morphological features of tadpoles of *Physalaemus* species from Rio Grande do Sul (South Brazil)

Species	Reference	Tooth row formula	Marginal papillae row	Rostral gap	Mental gap
P. biligonigerus	FERNANDEZ & FERNANDEZ, 1921	2(2)/2	Single	Present	Absent
P. cuvieri	BOKERMANN, 1962; CEI, 1980	2/3(1)	Single	Present	Present
P. cuvieri	HEYER et al., 1990	2(2)/3(1)	Single	Present	Present
P. gracilis	LANGONE, 1989	2(2)/3(1)	Double	Present	Absent
P. henselii	BARRIO, 1953	2(2)/3(1)	Single on the lower labium, double at sides	Present	Present
P. henselii	BARRIO, 1964	2/3(1)	Single on the lower labium, double at sides	Present	Present
P. lisei	Hoc loco	2(2)/3(1)	Single	Present	Absent
P. riograndensis	KEHR et al., 2004	2(2)/2(1)	Single	Present	Absent

varying between 300 and 700 eggs. There are no data available on *P. gracilis*. Additional field data are required to distinguish between the foam nests of the different species of *Physalaemus*.

RESUMEN

La larva de *Physalaemus lisei* es descrita por primera vez. Aportamos datos sobre la morfología interna y externa junto con notas sobre la história natural. Comparamos toda la información disponible sobre larvas de *Physalaemus* del estado de Rio Grande do Sul.

ACKNOWLEDGMENTS

We like to thank Marcos Di-Bernardo for the tadpoles and Rafael de Sa, Esteban O. Lavilla, Stéphane Grosjean and Wolf Engels for comments on the manuscript. Karl-Heinz Hellmer prepared the scanning electron microscope samples. C. Both was supported by a scholarship of the Baden-Württemberg foundation. This research was conducted in the projects DLR-BMBF 01LT0011/7 "Araucaria forest" and DLR/IB-FAPERGS "Subsídios para o diagnostico ambiental do Planalto das Araucarias".

LITERATURE CITED

ALTIG, R., 1970. A key to tadpoles of the continental United States and Canada. *Herpetologica*, 26 (2): 180-207.

ALTIG, R. & MCDIARMID, R. W., 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press: 1-444.

BARRIO, A., 1953. – Sistematica, morfología y reproducción de *Physalaemus henselii* (Peters) y *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel) (Anura, Leptodactylidae). *Revista de la Asociación argentina de Ciencias Naturales*, **59**: 375-389.

----- 1964. – Relaciones morfológicas, eto-ecologicas y zoogeográficas entre *Physalaemus henseli* (Peters) y *P. fernandezae* (Muller) (Anura, Leptodactylidae). *Acta zoológica lilloana*, **20**: 284-305.

BOKERMANN, W. C. A., 1962. – Observaç¼Ces biologicas sobre *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). *Revista brasileira de Biologia*, **22** (4): 391-399.

----- 1963. – Girinos de anfibios brasileiros. 2 (Amphibia, Salientia). *Revista brasileira de Biologia*, **23** (4): 349-353.

BRAUN, P. C. & BRAUN, C. A., 1977. – Nova espécie de *Physalaemus* do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Anura, Leptodactylidae). *Revista brasileira de Biologia*, **37** (4). 867-871.

CARDOSO, A. J. & HADDAD, C. F. B., 1985. - Nova espécie de *Physalaemus* do grupo *signiferus* (Amphibia, Anura, Leptodacylidae). *Revista brasileira de Zoologia*, **45** (1-2): 33-37.

CEI, J. M., 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore zool. ital.*, (n.s.), *Monogr.*, **2**. 1-609.

FERNÁNDEZ, K. & FERNÁNDEZ, M., 1921. – Sobre la biologia y reproducción de algunos batracios argentinos. I. Cystignathidae. *Anales de la Sociedad cientifica argentina*, **41**: 97-139.

GOSNER, K. L., 1960. – A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

HEYER, W. R., RAND, A. S., CRUZ, C. A. G., PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E., 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, São Paulo, **31** (4): 230-410.

KEHR, A. I., SCHAEFER, E. F. & DURÉ, M. I., 2004. – The tadpole of *Physalaemus albonotatus* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, **38** (1): 145-148.

KWET, A., 2001. - *Frosche im brasilianischen Araukarienwald. Anurengemeinschaft des Araukarienwaldes von Rio Grande do Sul. Diversitat, Reproduktion und Ressourcenaufteilung.* Munster, Natur und Tier-Verlag: 1-192.

KWET, A. & DI-BERNARDO, M., 1999. *Pró-Mata. Anfibios. Amphibien. Amphibians.* Porto Alegre, Edipucrs: 1-107.

LANGONE, J. A., 1989. Descripción de la larva de *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Comunicaciones zoologicas del Museu de Historia natural de Montevideo*, **171**: 1-11.

WASSERSUG, R. J., 1976. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occasional Papers of the Museum of natural History the University of Kansas*, **48**: 1-23.

WEBER, L. N., CARVALHO-E-SILVA, S. P. & GONZAGA, L. P., 2005. The tadpole of *Physalaemus soaresi* Izecksohn, 1965 (Anura, Leptodactylidae), with comments on taxonomy, reproductive behavior, and vocalizations. *Zootaxa*, **1072**. 35-42.

Corresponding editor: Stéphane GROSJEAN.

Ziusudra, de la nomenclature à l'informatique: l'exemple des Amphibiens[1]

David Gérard*, Régine Vignes-Lebbe** & Alain Dubois*

* Reptiles et Amphibiens, USM 0602 Taxonomie & Collections,
Département Systématique & Évolution, Muséum national d'Histoire naturelle,
Case postale 30, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
<dagerard@mnhn.fr>, <adubois@mnhn.fr>
** Laboratoire Informatique et Systématique (LIS),
UMR 5143 Paléobiodiversité & Paléoenvironnements, Equipe Systématique,
Recherche Informatique et Structuration des Cladogrammes Université Pierre & Marie Curie,
12 rue Cuvier, esc B, 2e étage, 75005 Paris, France
<vignes@ccr.jussieu.fr>

The *International Code on Zoological Nomenclature* deals with nomina (scientific names) of taxa of ranks between subspecies and superfamily, i.e. so-called "lower nomenclature". No Rules exist for "higher nomenclature", which is therefore informal, instable and confusing. A recent proposal of Rules for higher nomenclature relies on the original contents and limits of taxa for which the nomina were proposed, as compared with the current contents and limits of taxa in a given taxonomy. Furthermore, in order not to upset two and a half centuries of tradition, nomina in large use, especially outside the specialised field of systematics, need to be conserved. This work presents a formalization for the representation of nomenclatural data and the automation of the application of the proposed nomenclatural Rules to these data. A prototype of software was developed. Its architecture is based on: (1) a database which includes the nomenclatural information needed for the formalization proposed; (2) a program at file server end, which queries the database and implements the proposed rules; (3) a web interface which allows to operate the program. The prototype was developed first on the example of the nomina of the class Amphibia

Introduction

Après 250 ans de taxinomie et de nomenclature, où en sommes-nous de la gestion des noms scientifiques? Doit-on écrire Insecta ou Hexapoda, Urodela ou Caudata? Doit-on se préoccuper de la distinction "nomenclature supérieure - nomenclature inférieure"? Le travail présenté dans cet article constitue un élément de réponse à ces deux questions.

1 Communication présentée lors de la table ronde "Systématique et diversité des Amphibiens" organisée par l'ISSCA et tenue à l'Université d'Angers (France) le 3 février 2006

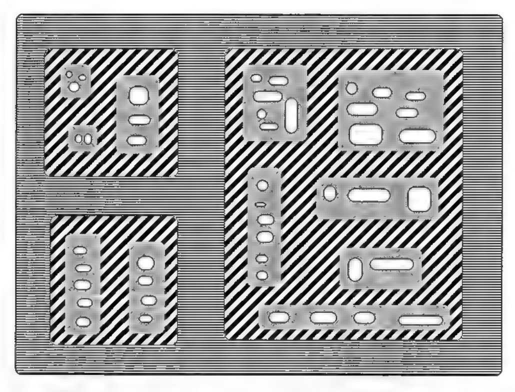


Fig. 1. – Hiérarchie mathématique. Chaque sous-ensemble est contenu dans un plus grand ensemble, lui-même contenu dans un plus grand ensemble. On parle de hiérarchie mathématique car la notion d'inclusion se superpose à la notion d'ordre.

La taxinomie (ou plus exactement la macrotaxinomie, MAYR & ASHLOCK, 1991) vise à établir une classification systématique des êtres vivants (DARLU & TASSY, 1993). La nomenclature, quant à elle, a pour fonction de donner des noms scientifiques ou *nomina* (DUBOIS, 2000) aux taxons, de manière telle que tous les utilisateurs de ces nomina puissent parler sans ambiguïté de la même chose (ANONYME, 1999). Taxinomie et nomenclature ont une structure hiérarchique (fig. 1), comportant un ensemble de rangs successifs, dont sept principaux (règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce) et divers rangs additionnels, pour la plupart désignés par des préfixes (sous-espèce, super-famille, etc.). Ces rangs permettent de formaliser une structuration des relations de subordination (ou d'inclusion) entre taxons, traduites dans une hiérarchie entre nomina (KNOX, 1998). Les deux disciplines taxinomie et nomenclature, bien qu'intimement liées, sont distinctes. Le but de la nomenclature est d'accompagner la taxinomie, non de la figer (ANONYME, 1999).

Au sein de la nomenclature zoologique, on peut définir deux sous-ensembles: (1) la nomenclature dite supérieure, qui porte sur les noms scientifiques appartenant à l'intervalle de rangs allant du règne à l'ordre (nomina de la "série-classe", sensu DUBOIS, 2000, 2005*a-c*, 2006*a-c*); et (2) la nomenclature dite inférieure, qui porte sur les noms scientifiques apparte-

nant à l'intervalle de rangs allant de la famille à l'espèce (nomina de la "série-famille", de la "série-genre" et de la "série-espèce", sensu DUBOIS, 2000, 2005*a-c*, 2006*a-c*)

La nomenclature zoologique inférieure repose sur le *Code International de Nomenclature Zoologique* (ANONYME, 1999; denommé "le *Code*" ci-dessous), qui permet de régir les noms scientifiques selon des Règles précises et assez souvent contraignantes mais nécessaires. Pour faire face aux problèmes qui se posent parfois, statuer en cas de litiges, et permettre à cette nomenclature d'évoluer, il existe une instance, la Commission Internationale pour la Nomenclature Zoologique (dénommee "la Commission" ci-dessous). Celle-ci publie un périodique trimestriel, le *Bulletin of Zoological Nomenclature*, destiné à discuter des problèmes et des propositions soumises par les zoologistes du monde entier, et à rendre publiques les décisions de la Commission.

La nomenclature supérieure n'est actuellement pas régie par des Règles. Certains critères consensuels sont parfois utilises pour choisir entre plusieurs nomina potentiels pour un taxon, mais sans Règle precise formalisé, si bien que le résultat de leur application ne peut être ni objectif ni nécessairement repétable. Ces criteres de choix d'un nomen reposent sur: (1) la priorité d'ancienneté entre deux nomina, sans tenir le plus souvent compte de l'evolution du contenu (extension) du taxon correspondant, (2) la nature plus ou moins appropriée du nomen, par exemple, pour parler d'un animal à six pattes, le nomen **HEXAPODA** semble plutôt adapté, (3) l'emploi du grec et/ou du latin pour former le nomen, (4) l'"usage", mais sans definition précise de ce qui est un usage significatif.

Ces critères vagues, employés en nomenclature supérieure, ne sont pas cohérents avec le *Code*, qui s'applique aux nomina de taxons inférieurs. Il existe donc actuellement deux fonctionnements differents au sein de l'ensemble de la nomenclature zoologique, ce qui n'est pas satisfaisant pour l'esprit et porte en germe une remise en cause fondamentale du *Code*, celui-ci n'ayant pas une fonction universelle pour tous les nomina zoologiques, contrairement à d'autres systemes alternatifs récemment proposés, comme le *Phylocode* (LAURIN & CANTINO, 2004). D'autre part, la généralisation des analyses cladistiques induit de nos jours une multiplication des nomina de taxons supérieurs, ou encore le mauvais emploi des nomina existants. De ce double constat se dégage la necessité de formaliser la nomenclature supérieure.

UN NOUVEAU SYSTÈME POUR LA NOMENCLATURE SUPÉRIEURE

Les Règles récemment proposées pour la nomenclature supérieure (DUBOIS, 2004, 2005*a-d*, 2006*a,c*) se basent sur les mêmes principes fondamentaux que la nomenclature inférieure, pour assurer logique et cohérence à l'ensemble de la nomenclature zoologique. Comme dans le cas des nomina régis par le *Code*, on parlera en nomenclature supérieure de. (1) *disponibilité* du nomen (terme "latinisé" publie sur un support durable et en vertu de Règles précises comme le demande le *Code* pour les nomina inferieurs); (2) *attribution* d'un nomen à un taxon, qui s'effectue par le biais d'un "type porte-nom" ou *onomatophore* (SIMPSON, 1940, 1961, DUBOIS & OHLER, 1997, DUBOIS, 2005*c*); (3) *validité* du nomen pour désigner un taxon precis en fonction de la priorite entre d'eventuels synonymes (objectifs ou subjectifs) ou homonymes.

En raison des particularités de la nomenclature supérieure, l'onomatophore ne correspondra plus à un spécimen ou un nomen mais à une liste de nomina de genres, inclus dans l'extension du taxon pour lequel il a été créé. Un autre concept est employé, celui de "protection" d'un nomen, proche de la notion d'usage pré-citée mais plus objectif. Cela revient à privilégier un synonyme par rapport à un autre, même s'il n'est pas prioritaire sur le plan de son antériorité mais parce qu'il est *significativement employé en dehors du domaine de la systématique*. Contrairement à la pratique récente de la Commission, qui a alimenté ces dernières années des débats animés, la protection ici relève de critères précis (DUBOIS, 2005*b-d*). En effet, la formule en italiques ci-dessus est définie précisément comme suit. (1) soit dans les *titres* d'au moins vingt-cinq livres non purement systématiques, écrits par vingt-cinq auteurs-indépendants (c'est-a-dire n'ayant jamais publié ensemble sur le taxon concerné) et publiés dans au moins dix pays différents après le 31 décembre 1899; (2) soit dans les *titres* d'au moins cent publications (livres, chapitres de livres ou articles de périodiques) non purement systématiques, écrites par cent auteurs-indépendants et publiés dans au moins dix pays différents après le 31 décembre 1899.

Une fois ces bases de nomenclature mises en place, la proposition originale de DUBOIS (2004, 2005*a-d*, 2006*a,c*) repose sur la comparaison entre la taxinomie originale ou *protaxinomie* (c'est-à-dire le contenu et les limites du taxon auquel se rapporte un nomen lors de sa première publication) et une taxinomie choisie. En fonction de sa pensée taxinomique, chaque chercheur peut désigner comme fonctionnelle une taxinomie différente, c'est-à-dire une *ergotaxinomie* donnée (DUBOIS, 2005*c*). La comparaison entre protaxinomie et ergotaxinomie peut donner lieu à trois cas de figures.

Considérons tout d'abord une ergotaxinomie actuelle représentée par la figure 2, et imaginons qu'un nomen N1 fut initialement proposé pour un taxon incluant les genres G1 et G4. Par rapport à l'ergotaxinomie considérée, le nomen N1 s'applique potentiellement à deux taxons de rangs supérieurs, T1 et T2, qui tous deux incluent les genres G1 et G4. Pour trancher entre les deux, en l'absence d'autres informations, le nœud le moins inclusif sera retenu, et le nomen N1 devra donc être attribué au taxon T2.

Toujours par rapport à la même ergotaxinomie de la figure 2, considérons maintenant un nomen N2, créé pour un taxon incluant les genres G2 et G6, et excluant explicitement le genre G7. Dans l'ergotaxinomie considérée, un seul taxon, T2, correspond à cette double caractérisation: c'est donc sans ambiguïté à ce taxon et lui seul que s'appliquera le nomen N2.

Considérons enfin un nomen N3 crée pour un taxon incluant les genres G2 et G8, et excluant explicitement le genre G5. Aucun taxon dans l'ergotaxinomie de la figure 2 ne correspond à cette caractérisation, puisque le taxon 1, qui inclut les genres G2 et G8, inclut également le genre G5. Dans un tel cas, on ne prendra pas en compte l'information apportée par l'exclusion d'un genre (qui est devenue incompatible avec l'ergotaxinomie actuelle), et on ne considérera que l'information apportée par la liste des genres inclus, ce qui nous ramène dans la même situation que pour le nomen N1: ici le nomen N3 s'appliquera au taxon T1.

Les Règles simples présentées graphiquement ci-dessus et de manière plus détaillée ailleurs (DUBOIS, 2005*b,d*, 2006*a,c*) permettent l'*attribution* automatique et non-ambiguë de tout nomen de nomenclature supérieure à un taxon supérieur actuellement reconnu dans le cadre d'une ergotaxinomie donnée. Mais ceci n'implique pas que celui-ci soit le nomen *valide* du taxon à l'heure actuelle. En effet, en vertu de ces Règles, plusieurs nomina distincts peuvent

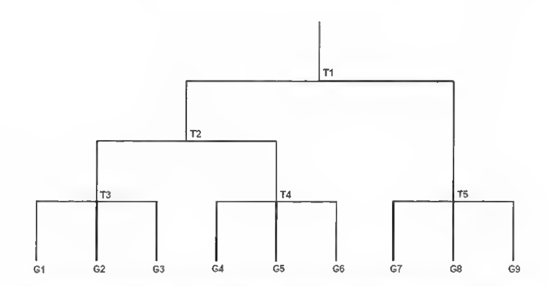


Fig 2 Arbre de taxons. Dans cet exemple, on considérera arbitrairement que les taxons de rang inférieur (G1 à G9) sont des genres, regroupés dans des taxons supérieurs (T1 à T5) de plusieurs rangs distincts. Le nomen N1 fut initialement proposé pour un taxon incluant les genres G1 et G4. Le nomen N2 fut initialement proposé pour un taxon incluant les genres G2 et G6 et excluant le genre G7. Le nomen N3 fut initialement proposé pour un taxon incluant les genres G2 et G8 et excluant le genre G5.

s'appliquer au même taxon (c'est le cas dans l'exemple ci-dessus des nomina N1 et N2). Dans un tel cas, comment trancher? Les Règles proposées font la distinction entre deux situations: (1) soit un nomen est *d'usage significatif*, aussi il sera protégé et validé, (2) soit ce nomen n'est *pas d'un usage significatif*, et il n'y a pas lieu de le protéger: dans un tel cas, comme en nomenclature inférieure, c'est la simple *priorité de publication* qui permettra de déterminer le nomen à retenir comme valide pour le taxon.

A ces Règles simples doivent être adjointes diverses Règles annexes, destinées à gérer un certain nombre de cas particuliers et de problèmes spécifiques qui se posent en nomenclature supérieure en raison du fait que cette nomenclature est restée pendant 250 ans hors de tout contexte formalisé, et que les nomina des taxons supérieurs s'appliquent chacun à un seul taxon et non pas à une série de taxons coordonnés, comme dans la nomenclature inférieure où existe la Règle de Coordination (ANONYME, 1999). Les Règles proposées sont ainsi nécessairement complexes dans le détail (DUBOIS, 2006*a*), mais elles ont l'avantage de permettre de concilier la tradition centenaire d'emploi de certains nomina (comme **AMPHIBIA** ou **MOLLUSCA**) dans des milliers de publications non spécialisées en systématique, avec un besoin de rigueur, d'universalité et d'automaticité dans l'emploi de tous les autres nomina inconnus des non-spécialistes, ou très récemment créés. A cet égard, ces Règles sont certainement nettement préférables à un autre système récemment proposé pour la nomenclature supérieure (ALONSO-ZARAZAGA, 2005), qui envisage de remplacer tous les nomina, y compris les plus connus, par un système de nomina nouveaux suivant une Règle de Coordination: cette proposition catastrophique, si elle devait être suivie par la Commission, contribuerait sans nul

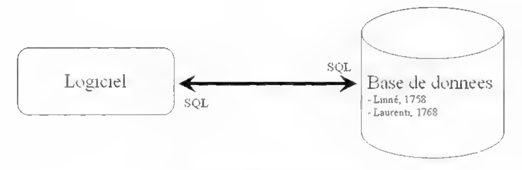


Fig. 3. – Architecture actuelle du prototype.

doute à eloigner du *Code* de nombreux utilisateurs des nomina zoologiques, pour les jeter dans les bras du *Phylocode* (Dubois, 2005*c*) ou d'un autre système alternatif.

Une proposition d'informatisation

Principe

Un prototype nommé *Zusudra*[2] (fig 3) a été développé pour automatiser la recherche du nomen valide d'un taxon superieur selon les Règles ci-dessus. Son objectif est donc de permettre à tout utilisateur de déterminer automatiquement quel est le nomen de la serie-classe à utiliser aujourd'hui parmi les nomina disponibles, en fonction du contenu du taxon pour lequel chaque nomen a éte créé Décomposons ces differents aspects: (1) la mise à disposition d'un service sur internet permettra a tout utilisateur d'avoir accès a la même information, automatiquement et rapidement; (2) selon la formalisation de la nomenclature superieure proposée, chaque nomen pourra être validé ou rejeté selon une succession d'étapes explicitement definies, (3) le service comportera un stockage d'informations nomenclaturales et taxinomiques, ce qui s'est traduit dans le cadre de ce travail par la mise en place d'une base de données. A l'heure actuelle, le prototype informatique décrit ci-dessous n'est opérationnel qu'avec une seule ergotaxinomie, mais pour pouvoir respecter la liberté de la pensée taxinomique un nombre indéfini d'ergotaxinomies pourront ultérieurement être comparees avec la taxinomie originale.

Developpé en PERL (Christiansen & Torkington, 1999; Wall et al , 2001), deployé sur un serveur a l'aide du systeme de gestion de base de donnees Postgre (Worsley & Drake,

2. Pourquoi *Zusudra* (Dubois, 2006*a*)? La lecture de mythes anciens nous révèle que Noé (Noah tel qu'il apparaît dans la Bible) n est pas le seul nom qui existe pour nommer celui qui a rassemblé une paire de chaque espèce vivante au sein de son arche Sont a ce titre disponibles le nom hébreux Noakh, le nom grec Deucalion, le nom persan Yima, les noms indis Manu et Satyavrata, et le nom babylonien Utnaphistim Mais le plus ancien, et qui aurait par conséquent la priorite, est le nom sumérien Ziusudra Or s'il a pu reunir sur son arche un couple de chaque espèce, Ziusudra a dû developper une taxinomie pour les identifier, et probablement une nomenclature pour les nommer

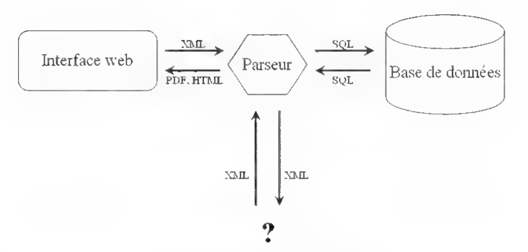


Fig. 4. – Architecture prévue du logiciel

2002), le service proposé permet à toute personne disposant d'un poste informatique connecté à internet d'interroger la base de données et de voir le resultat obtenu dans le cas de l'application des Règles proposées. Ci-dessous nous considérerons, à titre d'exemple, les deux premières publications concernant la taxinomie du groupe des Amphibiens (LINNAEUS, 1758; LAURENTI, 1768).

Cette architecture doit évoluer vers le schéma présenté en figure 4 pour s'enrichir de nouvelles possibilités. L'interface web communiquera donc en XML avec la base de données via un traducteur. Elle enverra au serveur une requête au format XML. Le traducteur interprétera cette requête, interrogera la base de données et renverra à l'interface web, donc au navigateur, une fiche-résultat en format XML.

Le parseur forme alors le coeur du logiciel car il permettra d'enrichir la base de données, ou simplement d'interroger la base, autrement que par l'interface mise en place. Pour que les résultats soient pertinents, il est primordial de faciliter la mise à jour de la base de données. La taxinomie est une science vivante faite d'hypothèses, plus ou moins stable selon les groupes mais qui reste en évolution continuelle. Le maintien a jour des informations nécessite alors une main d'œuvre qui fait le plus souvent defaut. Face a ce probleme, ce logiciel se veut a long terme autonome dans le sens où il corrigera les informations présentes dans la base de donnees en fonction des nouvelles publications saisies. Dans un premier temps, un contrôle assure par un ou des spécialistes sera necessaire pour vérifier que l'automatisation des Règles produit un résultat cohérent, nomenclaturalement et taxinomiquement. La seule mise a jour necessaire sera ensuite l'alimentation de la base de données en nouvelles publications. Celle-ci sera décentralisee et proposera une interface en ligne. Cette interface d'édition, déployee sur un serveur et accessible de tout poste informatique connecte à internet, ne pourra en revanche pas être utilisable par tout utilisateur, mais plutôt par des specialistes qui s'authentifieront, ce qui permettra un suivi des saisies.

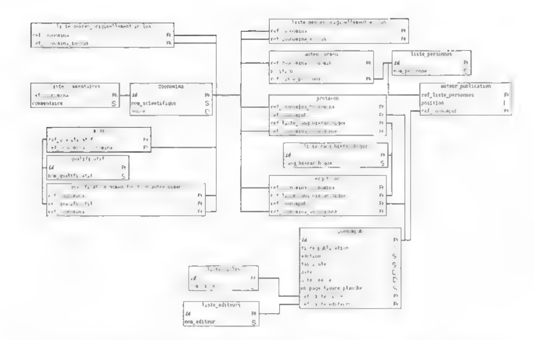


Fig. 5. Schéma de la base de données. D, champ de type date; FK, foreign key ou référant, qui permet de lier une information d'une table à une information d'une autre table; I, champ integer ou entier; PK, primary key ou clé primaire, unique pour chaque entrée au sein de la table considérée; S, champ de type string ou chaîne de caractère.

Schéma de la base de données

La base de données repose sur un schéma (fig. 5), inspiré des travaux de Berendsohn (1995, 1997; Berendsohn et al., 1999) et de Zhong et al. (1996, 1999). Les quatre tables centrales de ce schéma sont: (1) "*zoonomina*", où sont stockés les nomina et leurs dates de création; (2) "*zoonompub*", où sont stockées les publications, décrites par un certain nombre d'attributs ou colonnes; (3) "*ergotaxon*", où est stockée l'ergotaxinomie de référence (en l'occurrence, Trueb & Cloutier, 1991; Tudge, 2000; Lecointre & Le Guyader, 2001); (4) "*protaxon*", où est stockée la taxinomie originale.

La hiérarchie entre taxons est ici stockée en liant le taxon qui porte le nomen *n* au taxon surordonné qui porte le nomen *N*. Les tables "*auteur_nomen*" et "*auteur_publication*" sont ce qu'on appelle des tables de croisement qui permettent de restituer les relations de type "*n* à *m*" (Gray et al., 2000). Elles permettent de lier plusieurs personnes (les noms de personnes étant stockés dans la table "*personne*") à une publication ou à un nomen et réciproquement, tout en conservant la position de l'auteur lorsqu'il y en a plusieurs. Les tables "*liste_genres_originellement_inclus*" et "*liste_genres_originellement_exclus*" permettent de stocker le contenu et les limites du protaxon pour lequel fut créé le nomen considéré. Les tables "*rang_hiérarchique*", "*qualificatif*", "*personne*", "*liste_editeurs*" et "*liste_villes*" permettent de stocker de manière

unitaire (une seule fois dans la table) des informations qui apparaissent souvent dans les autres tables (le rang hiérarchique "genre" est referencé 694 fois dans la table "*ergotaxon*", mais il n'est stocké qu'une seule fois dans la table "*rang_hiérarchique*"). La table "*mode*" stocke à l'heure actuelle un qualificatif qui renseigne sur l'usage d'un nomen, à savoir s'il est oublié, peu utilisé, utilisé seulement dans des publications systématiques ou également en dehors de la systématique. Une prochaine étape de travail sera d'ajouter à cette table un attribut (ou une colonne) "*ref_zoonompub*" afin de stocker des références bibliographiques appuyant l'adjectif rattaché à tel nomen. La table "*qualification nomen_fonction_autre nomen*" permet de stocker les liens qui peuvent exister entre nomina (tel nomen est le nom original remplacé par tel nomen nouveau; tel nomen est l'orthographe subséquente de tel autre).

ALGORITHME

Lorsque l'utilisateur soumet une requête en indiquant un nomen de la série-classe, le prototype exécute dans l'ordre les étapes suivantes:

(1) rechercher le nomen saisi par l'utilisateur dans la base de données;

(2) vérifier dans la table "*qualification_nomen_autre_nomen*" (fig. 5) si le nomen recherché est soit (a) un nouveau protonyme, soit (b) l'archéonyme (ou nomen ancien) d'un autre nomen (son néonyme), soit (c) le néonyme (ou *nomen novum*), introduit comme nomen de remplacement d'un nomen dejà existant (son archéonyme),

(3) vérifier dans la table "*qualification_nomen autre nomen*" si le nomen recherché est une orthographe subséquente à l'originale et indiquer l'originale, sinon c'est l'orthographe originale;

(4) afficher le nomen de rang supérieur auquel le nomen recherché était subordonné dans la protaxinomie,

(5) afficher pour le nomen de rang supérieur tous les nomina qui lui sont immédiatement subordonnés dans la protaxinomie;

(6) afficher pour le nomen recherche tous les nomina qui lui sont subordonnés dans la protaxinomie;

(7) afficher le ou les genres originellement inclus grâce à la table "*listes_genres_originellement_inclus*";

(8) à partir de l'ergotaxinomie actuelle, donner le nomen du taxon de rang le plus bas (soit le moins inclusif, ou *métrotaxon*) qui englobe le ou les genres inclus précédemment cités,

(9) vérifier que les genres originellement exclus (information disponible dans la table "*listes_genres_originellement_exclus*") sont à l'extérieur de l'extension taxinomique actuelle du métrotaxon; si des genres originellement exclus sont aujourd'hui inclus, ils seront indiqués sous l'appellation d'*intragenera*,

(a) si l'extension taxinomique actuelle du métrotaxon correspondant au nomen recherché est définissable par ses genres inclus et ses genres exclus, le nomen sera qualifié de *choronyme*,

(b) si l'extension taxinomique actuelle du métrotaxon correspondant au nomen recherché n'est définissable que par ses genres inclus, le nomen sera qualifié de *nésonyme*,

(10) si le nomen est un choronyme, afficher les genres exclus et le nomen du taxon de rang le plus haut (soit le plus inclusif, ou *orotaxon*) qui englobe les genres inclus et ecarte les genres exclus de son extension taxinomique;

(11) vérifier le statut actuel du nomen recherché en fonction de son usage;

(12) proposer soit (a) une validation du nomen, que ce soit (α) parce que l'étendue taxinomique initiale et actuelle correspondent; ou (β) parce que d'un point de vue usage il est protégé, soit (b) s'il n'entre dans aucun de ces deux cas, une invalidation du nomen recherché, avec indication du nomen aujourd'hui à utiliser si l'on veut définir l'extension taxinomique que le nomen recherché représentait a l'origine (soit le nomen du métrotaxon ou de l'orotaxon quand c'est possible).

Lorsqu'un nomen se voit validé selon les Règles ici utilisées, il faut le protéger. Sa taxinomie actuelle devient sa taxinomie de réference. Cette procédure de validation est envisagée a l'heure actuelle uniquement à la condition qu'il y ait un contrôle par un spécialiste du groupe donné. Mais ce changement de taxinomie (passage de la taxinomie actuelle à la taxinomie de référence) peut se faire automatiquement. L'application des Règles peut donc être automatisée, et le résultat univoque pour tout utilisateur.

La recherche d'un nomen qui n'est pas de la série-classe donne un certain nombre d'informations mais ne donne pour l'instant pas le nom de la série-classe à utiliser à l'heure actuelle. Cela fait partie des évolutions qui doivent être apportées au logiciel. En effet, un *type de recherche* est à l'heure actuelle considéré mais il y en a au moins deux: (1) l'utilisateur a une idée du nomen de la série-classe à utiliser et veut s'assurer que c'est bien celui-ci qui doit être utilise aujourd'hui, (2) l'utilisateur souhaite savoir quel est le nomen de la serie-classe à utiliser aujourd'hui pour le genre sur lequel il travaille.

La structure de la base permet, à l'aide de requêtes simples, de retrouver aisement les informations stockées. Ce qui a soulevé le plus de difficultes est le parcours de la taxinomie nécessaire afin de retrouver l'attribution taxinomique actuelle des genres inclus et exclus. La méthode deployee présente une complexité algorithmique (ou CA dans la suite du texte, il s'agit d'un indice de complexite pour un algorithme) de $2\,nk$, où n designe le nombre de genres et k le nombre de niveaux à parcourir (de rangs qu'il faut remonter dans l'arbre taxinomique) pour atteindre le taxon qui englobe les genres considérés. L'algorithme crée un tableau T qui stocke chaque taxon surordonne au fur à mesure qu'on remonte la taxinomie (qu'on change de rang) et son nombre d'occurrences.

Ce parcours de l'arbre taxinomique pourrait encore être amélioré. En effet, actuellement, l'algorithme utilise donne des temps de réponses acceptables mais la croissance de la base peut alourdir le parcours de l'arbre. Une optimisation serait alors envisageable en reprenant les schémas algorithmiques de Schieber et Vishkin (GUSFIELD, 1997: 181-195; CORMEN et al., 2001: 476-497) et en associant leur methode de référencement des nœuds avec la proposition de numériclature (LITTLE, 1964; HULL, 1966; HEPPELL, 1991). La proposition de Schieber et Vishkin repose sur des arbres dichotomiques voire équilibrés ce qui n'est pas le cas des taxinomies qui sont ici à traiter. Les auteurs proposent une methode qui revient à étiqueter chaque nœud de leur arbre dichotomique equilibré par un 0 ou un 1 et permet donc de reférencer chaque feuille par un nombre unique binaire. En partant de la racine, le référencement de chaque nœud d'un arbre taxinomique donne par un numero permettrait d'associer

chaque taxon à un numéro et, au sein de cette taxinomie, de retrouver rapidement le taxon le plus ou le moins inclusif qui englobe les taxons considérés. On perd l'avantage du binaire mais c'est une obligation car les arbres à traiter dans notre exemple ne sont pas dichotomiques ni équilibrés. Cette perte n'est pas problématique car on ne perd pas l'optimisation au sein d'une taxinomie, puisque chaque taxon aura un numéro (par exemple 16.24.34 65.45 et 16.24.34.75.25) et retrouver le taxon qui inclut nos deux taxons exemples s'en trouvera tout aussi rapide et évident (ce sera ici 16 24.34). Parce que les taxinomies peuvent énormément varier, un nomen aurait un numéro *N* par taxinomie, et dans le cas d'un arbre qui ne présente pas dans chaque branche la même structure hierarchique (soit le même emboîtement de rangs), on conservera la même structure hierarchique pour chaque nomen au sein d'une taxinomie. Si pour un nomen un rang n'est pas spécifié, il sera representé dans son numero par un 0. Le 0 serait alors défini comme ne pouvant être le taxon supérieur commun qui englobe les autres taxons recherchés.

UN EXEMPLE DE REQUÊTE

Le prototype accessible a l'heure actuelle [http.//lully snv jussieu.fr/zusudra] se présente comme un moteur de recherche (fig 6). Une fenêtre d'aide renseigne sur les noms interrogeables.

Soit l'exemple d'une requête avec le nomen **AMPHIBIA**. La figure 7 représente la réponse à cette requête, affichée selon ces grandes categories (1) informations sur le nomen· date, auteur(s), orthographe originale ou subséquente, (2) informations sur la place taxinomique de ce nomen dans la publication originale (nomen surordonné, autres nomina subordonnes au même nomen surordonné, et nomina subordonnés au nomen considéré); (3) comparaison, pour ce nomen, entre sa protaxinomie et son ergotaxinomie actuelle, (4) informations sur son usage, et proposition de validation; (5) commentaire.

Reprenons la figure 2 et l'exemple du nomen porté par le noeud T4. Le nomen qui lui est surordonne est le nomen porte par le noeud T2. Un autre nomen subordonné au même nomen surordonné est le nomen porté par le noeud T3. Les nomina subordonnés au nomen considéré sont les nomina portés par les noeuds G4, G5 et G6.

Développons l'exemple illustré par la recherche du nomen **AMPHIBIA**. La fiche résultat donne donc le nomen, ainsi que son auteur et sa date de publication (c'est-à-dire, Linné, 1758) Elle indique qu'il s'agit du nomen remplacé par **SEBAE** Scopoli, 1777 puis par **CRYEROZOA** Hermann, 1783 et qu'il s'agit de l'orthographe originale. De la table "*protaxon*", est extraite la taxinomie dans la publication originale A partir de la liste de genres originellement inclus, le nomen a utiliser pour caracteriser cette extension (dans l'ergotaxinomie) est indique soit dans le cas present **VERTEBRATA** Cuvier, 1800. Une liste de genres explicitement originellement exclus est disponible mais certains de ces genres sont aujourd'hui inclus dans le taxon Cette limite n'est donc pas informative pour fixer le statut du nomen Comme l'indique la fiche, ce nomen ne peut être defini que par ses genres inclus N'ayant pas eté utilise depuis 1899 au sens où il a été defini initialement, il n'y a pas lieu de le protéger. La validation propose donc de le remplacer par **VERTEBRATA** Cuvier, 1800, qui repond a la condition ici informative

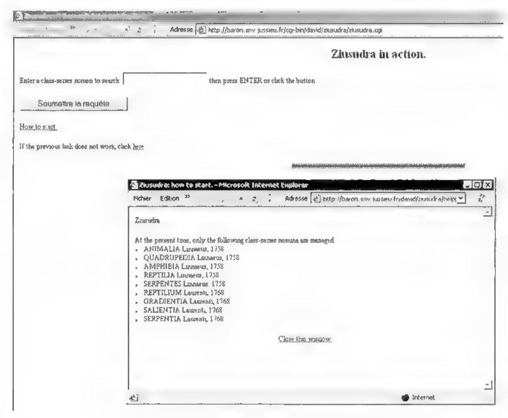


Fig. 6. – Vue de la page d'accueil de l'interface web.

et utilisable (inclure aujourd'hui les genres qui étaient inclus dans AMPHIBIA Linnaeus, 1758). Dans le prototype actuel, il n'est propose à l'utilisateur qu'une seule ergotaxinomie. Dans le futur, il est prévu d'en avoir plusieurs. En effet, tout comme dans le *Code*, il n'est pas question ici de définir une préférence pour un courant de pensée mais de permettre d'obtenir aisement des informations, de façon a prendre la décision la plus objective, la plus utile et la plus informative.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Ce travail vise à la publication d'un formalisme (stockage, exploitation et echange de donnees nomenclaturales et taxinomiques) appuye sur un logiciel multi-plateforme. Il démontre que l'automatisation et l'informatisation de Règles nomenclaturales sont possibles. En effet, la nomenclature superieure est plus compliquée a gerer que la nomenclature inferieure, et il sera donc relativement aise d'appliquer ce formalisme à cette dernière. On pourrait alors

- **Nomen:** AMPHIBIA
- **Author(s):** Linnaeus
- **Date:** 1758
- **New or old nomen:** original nomen that has been replaced by SEBAE Scopoli, 1777 and CRYEROZOA Hermann, 1783
- **Spelling:** original spelling
- **Original taxonomy:**
    - Surordinate taxon to the taxon that bears the nomen ANIMALIA Linnaeus, 1758
    - Subordinate taxa to the same surordinate taxon AVES Linnaeus 1758 INSECTA Linnaeus 1758 MAMMALIA Linnaeus 1758 PISCES Linnaeus 1758, VERMES Linnaeus, 1758
    - Taxa subordinate to the taxon that bears the nomen NANTES Linnaeus 1758 REPTILIA Linnaeus, 1758, SERPENTES Linnaeus, 1758
- **List of the generic nomina, originally included in the extension of the taxon bearing the nomen:** **(1)** Acipenser Linnaeus 1758 [ ] **(16)** Testudo Linnaeus 1758
- **Current taxonomic allocation of those generic nomina, originally included in the extension of the taxon bearing the nomen:** Subphylum VERTEBRATA Cuvier 1800
- **List of the generic nomina, originally excluded in the extension of the taxon bearing the nomen:** **(1)** Alauda Linnaeus, 1758, [ ] **(153)** Zeus Linnaeus, 1758
- **Current taxonomic allocation of those generic nomina, originally excluded in the extension of the taxon bearing the nomen:** Subphylum VERTEBRATA Cuvier 1800
- **Definition of the nomen.** the nomen can be defined only by its originally included taxa
- **Current status of the nomen regarding usage:** nomen clearly mentioned as nomenclaturally available (in some cases as an available senior homonym making a junior homonym invalid) but never used as valid by any author and in any publication after 31 December 1899
- **Proposed status of nomen:** nomenclaturally invalid but available nomen according to the rules here used for the class-series nomina validation of a junior homonym or of a neonym subjective synonym of Subphylum VERTEBRATA Cuvier, 1800
- **Comments:**

  The conucleogenera [ ] the senior homonym

Fig. 7. – Fiche-résultat pour le nomen AMPHIBIA Linnaeus, 1758

s'attendre à un élargissement du champ d'action du *Code*, tout en gardant à l'esprit que cela doit demander un minimum de travail, en termes de compréhension pour les utilisateurs (pour lesquels le logiciel ne doit pas, autant que faire se peut, être une boîte noire), et en termes de mise à jour.

Dans la suite de ce travail, s'imposeront: (1) une étape de communication avec des utilisateurs pour plus de valeur ajoutée: le site [paleodb.org] constitue un bon exemple d'un service qui propose un niveau d'information paramétrable par l'utilisateur; (2) une étape de communication avec des développeurs pour un échange de stratégies.

Enfin, un atout supplémentaire au déploiement du logiciel serait de mettre en place une interface de saisie conviviale, pour permettre à des contributeurs l'ajout de nouvelles publications dans la base.

Résumé

Le *Code International de Nomenclature Zoologique* légifère sur les noms scientifiques ou *nomina* de rangs compris entre la sous-espèce et la super-famille, c'est-à-dire la nomenclature dite "inferieure". La nomenclature "supérieure" est actuellement "informelle", n'étant regie par aucune Règle, ce qui conduit à une situation d'instabilité nomenclaturale et de confusion. Une formalisation de la nomenclature supérieure récemment proposée repose sur le contenu et les limites des taxons pour lesquels les nomina ont éte proposés, par comparaison avec les contenus et limites des taxons actuellement reconnus. De plus, afin de ne pas bouleverser deux siècles et demi de tradition, les nomina en usage important, spécialement en dehors du domaine de la systematique, doivent être conservés. Ce travail présente une formalisation pour la représentation des données nomenclaturales et l'automatisation de l'application de Regles de nomenclature proposées sur ces données. Un prototype de logiciel a été developpé. Son architecture repose sur (1) une base de donnees qui comporte les informations nomenclaturales; (2) un programme situé côté serveur, d'interrogation de la base de données et d'application des Règles nomenclaturales; (3) une interface web d'exploitation du programme. Le prototype de ce logiciel a eté développé dans un premier temps pour les nomina du groupe des Amphibiens.

Références bibliographiques

Anonymi [International Commission on Zoological Nomenclature], 1999. – *International code of zoological nomenclature*. Fourth edition. London, International trust for zoological nomenclature: [i-xxix] + 1-306.

Alonso-Zarazaga, M. A., 2005. – Nomenclature of higher taxa: a new approach. *Bulletin of zoological Nomenclature*, **62** (4): 189-199.

Berendsohn, W. G., 1995. – The concept of "potential taxa" in databases. *Taxon*, **44**, 207-212.

----- 1997. – A taxonomic information model for botanical databases: the IOPI model. *Taxon*, **46**: 283-309.

Berendsohn, W. G., Anagnostopoulos, A., Hagedorn, G., Jakupovic, J., Nimis, P. L., Valdes, B., Guntsch, A., Pankhurst, R. J. & White, R. J., 1999. – A comprehensive reference model for biological collections and surveys. *Taxon*, **48**: 511-562.

Christiansen, T. & Torkington, N., 1999. – *Perl en action*. Paris, O'Reilly: [i-xxvii] + 1-972.

Cormen, T. H., Leiserson, C. E., Rivest, R. L. & Stein, C., 2001. – *Introduction to algorithms*. London, MIT Press: 1-1180.

DARLU, P. & TASSY, P., 1993. – *Reconstruction phylogénétique: concepts et méthodes*. Paris, Masson, Collection Biologie Théorique: 1-245.

DUBOIS, A., 2000. – Synonymies and related lists in zoology: general proposals, with examples in herpetology. *Dumerilia*, **4** (2): 33-98.

----- 2004. – The higher nomenclature of recent amphibians. *Alytes*, **22** (1-2): 1-14.

----- 2005*a*. – Comment nommer les taxons supérieurs en zoologie et en botanique ? *Biosystema*, **23**: 3-10.

----- 2005*b*. – Propositions pour l'incorporation des nomina de taxons de rang supérieur dans le *Code International de Nomenclature Zoologique*. *Biosystema*, **23**: 73-96.

----- 2005*c*. – Proposed Rules for the incorporation of nomina of higher-ranked zoological taxa in the *International Code of Zoological Nomenclature*. 1. Some general questions, concepts and terms of biological nomenclature. *Zoosystema*, **27** (2): 365-426.

----- 2005*d*. – Proposals for the incorporation of nomina of higher-ranked taxa into the Code. *Bulletin of zoological Nomenclature*, **62** (4): 200-209.

----- 2006*a*. – Proposed Rules for the incorporation of nomina of higher-ranked zoological taxa in the *International Code of Zoological Nomenclature*. 2. The proposed Rules and their rationale. *Zoosystema*, **28** (1): 165-258.

----- 2006*b*. – New proposals for naming lower-ranked taxa within the frame of the *International Code of Zoological Nomenclature*. *Comptes rendus Biologies*, **329** (10): 823-840.

----- 2006*c*. – Incorporation of nomina of higher-ranked taxa into the *International Code of Zoological Nomenclature*: some basic questions. *Zootaxa*, **1337**: 1-37.

DUBOIS, A. & OHLER, A., 1997. – Early scientific names of Amphibia Anura. I. Introduction. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, (4) **18** (3-4): 297-320.

GRAY, J., O'NEIL, P. & O'NEIL, E., 2000. – *Database: principles, programming, performance*. Second edition. San Francisco, Morgan Kaufmann Publishers: 1-870.

GUSFIELD, D., 1997. – *Algorithms on strings, trees and sequences: computer science and computational biology*. Cambridge, Cambridge University Press: 1-534.

HEPPELL, D. 1991. – Names without number? *In*: D. L. HAWKSWORTH (ed.), *Improving the stability of names: needs and options*, Königstein, Koeltz: 191-196.

HULL, D. L., 1966. – Phylogenetic numericlature. *Systematic Zoology*, **15** (1): 14-17.

KNOX, E. 1998. – The use of hierarchies as organizational models in systematics. *Biological Journal of the Linnean Society*, **63**: 1-49.

LAURENTI, J. N., 1768. – *Specimen medicum, exhibens synopsin Reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota Reptilium austriacorum*. Viennae, Joan. Thom. Nob. de Trattnern: [i-ii] + 1-215, pl. 1-5.

LAURIN, M. & CANTINO, P. D., 2004. – First International Phylogenetic Nomenclature Meeting: a report. *Zoologica scripta*, **33**: 475-479.

LECOINTRE, G. & LE GUYADER, H., 2001. – *Classification phylogénétique du vivant*. Paris, Belin: 1-543 + [i-xxx].

LINNAEUS, C., 1758. – *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Tomus I. Holmiae, Laurentii Salvii: [i-iv] + 1-824.

LITTLE, F. J. J., 1964. – The need for a uniform system of biological numericlature. *Systematic Zoology*, **13** (2): 191-194.

MAYR, E. & ASHLOCK, 1991. – *Principles of systematic zoology*. Second edition. New York, McGraw-Hill: i-xx + 1-475.

SIMPSON, G. G., 1940. – Types in modern taxonomy. *American Journal of Science*, **238**: 413-431.

-----, 1961. – *Principles of animal taxonomy*. New York, Columbia Press University: [i-xii] + 1-247.

TRUEB, L. & CLOUTIER, C., 1991. – A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). *In*: H.-P. SCHULTZE & L. TRUEB (ed.), *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*, Ithaca, New York, Cornell Univ. Press: 223-313.

TUDGE, C., 2000. – *The variety of life*. Oxford, Oxford University Press: [i-xv] + 1-684.

WALL, L., CHRISTIANSEN, T. & ORWANT, J., 2001. – *Programmation en Perl*. Paris, O'Reilly: [i-xxvii] + 1-1045.

WORSLEY, J. C. & DRAKE, J. D., 2002. – *Practical PostgreSQL*. Paris, O'Reilly: [i-xiv] + 1-619.
ZHONG, Y., JUNG, S., PRAMANIK, S. & BEAMAN, J. H., 1996. – Data model and comparison query methods for interacting classifications in taxonomic databases. *Taxon*, **45**: 223-241.
ZHONG, Y., LUO, Y., SAKTI, P. & BEAMAN, J. H., 1999. – HICLAS: a taxonomic database system for displaying and comparing biological classification and phylogenetic trees. *Bioinformatics*, **15** (2): 149-156.

Corresponding editor: Annemarie OHLER.

Professeur Jean Guibé (1910-1999): biographie et bibliographie

Roger BOUR

Reptiles & Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
<bour@mnhn.fr>

Professor Jean Guibé was head ("Directeur") of the Laboratory of "Reptiles et Poissons" (Reptiles and Fishes, actually Reptiles, Amphibians and Fishes) at the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, from 1957 to 1975, where he took up his first duties in 1945. After having worked on Insects and Arachnids until the WWII time at Caen (Normandy), he fully devoted his researches to Reptiles and Amphibians, with an obvious preference to the latter group. He showed a special interest in the fauna of western Africa and Madagascar, described about sixty new taxa, and published more than one hundred and fifty references, including chapters of books and whole books. Eleven dedicated nominal taxa will remember the memory of Jean Guibé.

ÉLÉMENTS DE BIOGRAPHIE

Jean Marius René Guibé, issu d'une famille originaire de Normandie[1] et établie à Caen, naquit à Paris (VIe) le 18 février 1910, dernier de cinq enfants. Son père était un chirurgien réputé (une rue de Caen porte aujourd'hui le nom du Professeur Maurice Guibé), il a notamment rédigé une *Chirurgie de l'abdomen*, dont 7 éditions se succédèrent de GUIBÉ (1904) à GUIBÉ & QUÉNU (1930). Titulaire du certificat de Sciences Physiques, Chimiques et Naturelles en 1930, Jean Guibé fit une première année de Médecine en 1931, puis il passa sa licence ès Sciences Naturelles (Zoologie, Botanique, Géologie) en 1934 à la Faculté des Sciences de Caen et y devint assistant du Professeur Léon Mercier, spécialiste de Diptères. Réformé définitif en 1935 pour cause de maladie, il fut chargé à partir de cette année du cours de

1. Des Guibé sont mentionnés en Bretagne dès la fin du XVe siècle: Michel Guibé, évêque de Dol (1478 1482) puis de Rennes (1482-1502), Robert Guibé, né à Vitré, évêque de Tréguier (1492-1502), de Rennes (1502-1506), de Nantes (1507-1510) et de Vannes (1511 1513), Jacques Guibé capitaine de Rennes en 1489, écuyer d'Anne de Bretagne (le gisant est au Musée de Bretagne à Rennes) Jacques Guibé, chevalier (peut-être le même?), capitaine de Fougeres en 1498, qui fit construire en 1513 au château de cette ville la tour qui porte encore son nom, Jacques Guibé, qui commanda un navire au départ de Morlaix en 1501 En 1513 les Guibé, seigneurs de Saint-Jean, s'installèrent à l'ancien manoir du Grand-Montfourcher et à l'ancien manoir de la Meule, tous deux situés à Saint-Jean-sur Couesnon, non loin de Fougeres. L'Orne est aujourd'hui le departement dans lequel le nom de Guibé, attesté depuis le XVIe siecle, est le mieux représenté



Fig. 1. – Le Professeur Jean Guibé, vers 1970, dans son bureau au Laboratoire de *Zoologie* (Reptiles et Poissons) du Muséum national d'Histoire naturelle.

Source : MNHN, Paris

Cryptogamie à l'Ecole de Médecine et de Pharmacie de cette même ville, une note publiée en 1936 s'intitule *La thérapeutique actuelle dans les empoisonnements phalloïdiens*.

A Caen, ses travaux furent principalement dévolus à l'Arachnologie (il publia un *Aperçu sur la faune arachnologique de la Normandie*, recensant 291 espèces), à l'Entomologie, ainsi qu'à l'Éthologie parasitaire. Jean Guibé entretenait des relations suivies avec les chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Louis Fage au Laboratoire des Vers et Crustacés, Jacques Millot au Laboratoire d'Anatomie Comparée, René Jeannel, Lucien Chopard, Eugène Séguy et Lucien Berland au Laboratoire d'Entomologie. Son orientation nette vers le groupe des Arthropodes l'amena à soutenir en 1939 sa thèse de Sciences sur un Diptère Sphaeroceridae (*Apterina pedestris* Meigen, 1830). Ce sujet avait déjà intéressé Léon Mercier, et Jean Guibé lui-même y travaillait depuis 1936. Selon le Professeur Claude Dupuis (in litt., 4.IV.2003), cette thèse "mérite d'être citée comme une contribution importante à l'etude du ptérygopolymorphisme chez les Insectes et son éventuel déterminisme génétique"

Boursier de recherche en 1940, Jean Guibé fut déclaré "bon pour le service auxiliaire" et mobilisé quelques mois (d'avril à septembre 1940, au dépôt d'artillerie N°3 à Caen) Inscrit en 1941 sur la liste d'aptitude, il fut nommé Chargé de Recherche au CNRS en 1943. En juin et juillet 1944 il servit à Caen comme volontaire dans les équipes chirurgicales de l'Hôpital du Bon Sauveur; il assistait son père en tant qu'anesthésiste. L'année suivante, Jean Guibé fut nommé Chevalier de l'Ordre de la Santé Publique. C'est à cette époque qu'il subit une grave perte pour ses travaux, perte qui contribua peut-être à sa réorientation: "l'incendie des bâtiments de l'Université de Caen, dû aux faits de guerre de juin 1944, anéantit complètement mon matériel et mes notes dont je pus seul sauver mon cahier d'excursions et de déterminations" (GUIBÉ, 1956: 5).

Sur recommandation du Professeur Pierre-Paul Grassé, Lucien Berland fit recruter en 1945 Jean Guibé comme assistant de la Chaire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum (stagiaire par arrêté du 13 mars 1945; titulaire par arrêté du 31 décembre 1946) Ce fut pour Jean Guibé un changement complet d'orientation· Léon Bertin, Professeur, se réservant l'Ichtyologie, il se consacra à l'Herpétologie. Tout en commençant la réorganisation des collections, il publia dès 1945, seul ou avec Fernand Angel, des notes sur la faune des Batraciens de Madagascar. Fernand Angel (1881-1950) etait "préparateur-assistant" au Laboratoire des Reptiles et Poissons depuis 1905! Comme l'a reconnu Guibé lui-même, ce fut en fait, durant sa longue présence au Muséum, après le départ de Léon Vaillant en 1910, le seul scientifique du Laboratoire qualifié en Herpétologie.

Jean Guibé fut nommé sous-directeur du Laboratoire en 1946 (presenté en première ligne le 14 novembre 1946 à l'unanimité des 15 votants). En 1949, une mission conduisit Jean Guibé au Laboratoire de Biologie Saharienne de Beni-Ounif (Algérie); il en rapporta une collection d'animaux, dont une Gazelle qui fut confiée à la Ménagerie du Jardin des Plantes. Il se rendit ensuite, en 1950-1951, à Madagascar, auprès de l'Institut de Recherche scientifique (IRSM, Tananarive) dirigé par Renaud Paulian Ses travaux continuèrent à se consacrer à la faune herpétologique de la Grande Ile, spécialement aux Batraciens et aux Ophidiens, mais aussi à celle de l'Afrique occidentale, sur laquelle Jean Guibé publia seul ou en collaboration avec Maxime Lamotte A partir de 1952, il donna une série de conférences publiques sur les serpents venimeux, ainsi que des cours d'Herpétologie à l'Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux (IEMVT), à l'Ecole Vétérinaire de Maisons-Alfort

Léon Bertin mourut tragiquement en 1956, et la Chaire de Zoologie (Reptiles et Poissons) fut déclarée vacante par arrêté du 7 février 1957. Sur rapport de Jacques Millot, l'Assemblée du Muséum du 9 mai présenta Jean Guibe en première ligne, ce que confirma l'Académie des Sciences le 24 juin en le présentant également en première ligne. Il fut donc nommé Professeur, par décret ministériel du 5 août 1957, en remplacement de Léon Bertin. Il assista à l'Assemblée des Professeurs du 10 octobre et donna sa leçon inaugurale le 29 avril 1958. En juillet de cette même année il fut nommé Officier des Palmes Académiques.

Jean Guibé prit une part importante à la rédaction du grand *Traité de Zoologie* de Pierre-Paul Grassé, écrivant compléments et mise à jour des chapitres rédigés par Bertin pour le tome 13 consacré aux Poissons (1958) et rédigeant un grand nombre de chapitres des deux fascicules du tome 14 consacrés aux Reptiles, qui ne parurent qu'en 1970. Il fut nommé Chevalier de la Légion d'Honneur le 13 juillet 1962. Souffrant de migraines violentes et récurrentes, il annonça à l'Assemblée le 20 février 1975 son intention à faire valoir ses droits à la retraite. Il assista encore à l'Assemblée des Professeurs du 17 avril et le Directeur du Muséum Yves Le Grand exprima les regrets de cette Assemblée lors de la séance du 19 juin. L'Honorariat demandé le 9 octobre 1975 pour raison de santé fut accordé par décret du 17 février 1976. C'est après son départ que la Chaire des Reptiles et Poissons fut scindée en deux entités distinctes, le Laboratoire d'Ichtyologie et le Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens). Après un intérim de deux ans assuré par son assistante Madame Rolande Roux-Estève (officiellement, c'est l'ichtyologiste Jacques Daget qui avait été nommé gérant de la chaire par l'Assemblée des Professeurs, le 9 octobre 1975), les successeurs de Jean Guibé à la direction du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens furent Edouard-Raoul Brygoo, jusqu'en 1988, puis Alain Dubois jusqu'à la disparition de la chaire en 1995.

Le 17 mai 1935, Jean Guibé épousa Edith Leroy. Ils eurent quatre enfants. Annick née en 1936, Daniel né en 1937, Clotilde née en 1938 et Yves né en 1944, qui leur donnèrent huit petits-enfants. A Paris, Jean et Edith Guibé habitèrent dans le 15[e] arrondissement, 35 boulevard Lefebvre puis 5 rue Mathurin-Régnier. Bien après sa retraite, en 1988, Jean Guibé regagna sa Normandie, demeurant 10 rue Paul Doumer à Caen. Son épouse Edith y décéda le 2 janvier 1996 et lui-même s'y eteignit le 4 mai 1999, des suites douloureuses d'une rupture d'anévrisme.

La bibliographie de Jean Guibé représente près de 150 références, la part de l'Herpétologie en comprenant environ 130, redigées seul ou en collaboration avec Fernand Angel (6 notes), Jean Anthony, Léon Bertin, Maxime Lamotte (15 notes), Jacques Millot, Braulio Orejas-Miranda, Rolande Roux-Estève (7 notes), Roger Roy, Hubert Saint Girons, Hobart et Rosella Smith, et André Villiers. Ces travaux s'interessent aussi bien à la systematique qu'à l'anatomie, la biologie, l'ethologie, la physiologie, la biogéographie et même à l'ethnologie; certains s'adressent particulièrement au grand public. Parmi ces publications, outre les chapitres du Traite de Zoologie, tome 14, publié en 1970 – ce qui représente près de 600 pages –, citons *Révision des Boides de Madagascar* (1949), *Catalogue des types d'Amphibiens* (1950) et *Catalogue des types de Lézards* (1954) des collections du Muséum, *Mes Tortues* (1955), *Les Serpents de Madagascar* (1958), *Les plus beaux Reptiles* (1959), *Les Reptiles* (Que sais-je?, 1962), *Les Batraciens* (Que sais-je?, 1965, seconde édition revue par Michel Thireau, 1977), *Les Amphibiens* (in Andrée Tétry, *Zoologie*, La Pleiade, 1974), *Batraciens de Madagascar* (1978), cette dernière monographie de 144 pages, illustrée de 82 planches, clôt sa longue suite de publications.

Jean Guibé laisse dans le milieu herpétologique le souvenir d'un chercheur méticuleux, qualité qui apparaît aussi bien dans ses diagnoses précises que dans ses dessins détaillés et fidèles à la réalité, qu'il réalisait seul, qualité qu'il montra également dans le grand travail de réorganisation et d'enregistrement entrepris avec un dévouement certain dans les collections quelque peu négligées du Laboratoire. Bien que plutôt taciturne, peut-être à cause des migraines qui le faisaient souffrir, il savait à l'occasion faire preuve d'un sens subtil de l'humour, qu'il maniait avec beaucoup d'à-propos. Equitablement partagés entre Reptiles et Amphibiens au debut de son affectation au Muséum, ses travaux s'orientèrent nettement vers cette seconde classe au fil des années, peut-être en raison de l'abondance du matériel africain et malgache à étudier, peut-être aussi parce que la relative indépendance de ses recherches sur les Amphibiens contrebalançait la rédaction plus contraignante des chapitres du *Traité de Zoologie* consacré aux Reptiles, peut-être enfin parce que cela correspondait tout simplement à un penchant personnel.

REMERCIEMENTS

Cette note biographique a été redigee grâce aux recherches et communications personnelles de Madame Clotilde Guibé et de Messieurs Edouard-Raoul Brygoo et Daniel Guibé. Madame Annemarie Ohler-Dubois, Messieurs Alain Dubois, Claude Dupuis et Michel Thireau nous ont fait d'utiles suggestions, nous les remercions tous bien sincèrement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DUBOIS, A., 2005. – *Amphibia Mundi* 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes*, **23** (1-2): 1-24.
GUIBÉ, J., 1956. – *Notice sur les travaux scientifiques*. Paris, Imprimerie André: 1-41.
GUIBÉ, M., 1904. – *Chirurgie de l'abdomen*. Paris, Masson: i-xix, 1-215.
GUIBÉ, M. & QUÉNU, J., 1930. – *Chirurgie de l'abdomen*. Paris, Masson: i-viii, 1-388.
VENCES, M., GLAW, F. & BÖHME, W., 1999. – A review of the genus *Mantella* (Anura, Ranidae, Mantellinae): taxonomy, distribution and conservation of Malagasy poison frogs. *Alytes* **17** (1-2): 3-72.

APPENDICE 1

TAXONS DE REPTILES ET AMPHIBIENS DÉCRITS PAR JEAN GUIBÉ

La liste qui suit comporte tous les taxons décrits par Jean Guibé, seul ou en collaboration, par ordre chronologique de publication. La nomenclature est celle d'origine, nous n'avons pas proposé de taxons nominaux "définitifs", etant donné l'instabilite encore actuelle de la systématique, notamment de celle des Amphibiens de Madagascar. La classification familiale des Amphibiens Anoures suit la proposition de DUBOIS (2005).

1. *Pseudohemisus pustulosus* Angel & Guibé, 1945 Microhylidae (Anura). Madagascar
2. *Gephyromantis albogularis* Guibé, 1947 Ranidae (Anura). Madagascar.
3. *Gephyromantis bertini* Guibé, 1947. Ranidae (Anura). Madagascar.
4. *Gephyromantis tricinctus* Guibé, 1947. Ranidae (Anura). Madagascar.
5. *Mantipus angeli* Guibé, 1947. Microhylidae (Anura). Madagascar.
6. *Boophis laurenti* Guibé, 1947. Ranidae (Anura) Madagascar.
7. *Platypelis milloti* Guibé, 1950. Microhylidae (Anura) Madagascar.
8. *Rhacophorus andrigitraensis* Millot & Guibe, 1950 Ranidae (Anura) Madagascar
9. *Rhacophorus (Philautus) madecassus* Millot & Guibe, 1950. Ranidae (Anura) Madagascar
10. *Paracophyla* Millot & Guibé, 1951. Microhylidae (Anura) Madagascar
11. *Paracophyla tuberculata* Millot & Guibe, 1951 Microhylidae (Anura) Madagascar
12. *Typhlops angeli* Guibé, 1952 Typhlopidae (Squamata) Afrique occidentale.
13. *Pseudohemisus granulosus* Guibé, 1952. Microhylidae (Anura) Madagascar
14. *Hyperolius erythrodactylus* Guibe, 1953. Ranidae (Anura). Madagascar
15. *Hyperolius pauliani* Guibé, 1953. Ranidae (Anura). Madagascar.
16. *Rana (Ptychadena) submascareniensis* Guibé & Lamotte, 1953. Ranidae (Anura). Afrique occidentale.
17. *Liopholidophis pseudo-lateralis* Guibé, 1954. Colubridae (Squamata). Madagascar
18. *Rana (Ptychadena) tournieri* Guibe & Lamotte, 1955. Ranidae (Anura) Afrique occidentale
19. *Agama caucasica mucronata* Guibé, 1957. Agamidae (Squamata). Iran.
20. *Pseudocerastes latirostris* Guibé, 1957. Viperidae (Squamata). Iran
21. *Ptychadena perreti* Guibe & Lamotte, 1958 Ranidae (Anura) Afrique equatoriale.
22. *Phrynobatrachus maculiventris* Guibe & Lamotte, 1958 Ranidae (Anura) Afrique occidentale
23. *Phrynobatrachus villiersi* Guibé, 1959 Ranidae (Anura) Afrique occidentale
24. *Ptychadena poyntoni* Guibé, 1960. Ranidae (Anura). Afrique méridionale.
25. *Ptychadena smithi* Guibé, 1960 Ranidae (Anura). Afrique méridionale.
26. *Phrynobatrachus alticola* Guibé & Lamotte, 1962 Ranidae (Anura) Afrique occidentale
27. *Phrynobatrachus guineensis* Guibe & Lamotte, 1962 Ranidae (Anura) Afrique occidentale.
28. *Rhinoleptus* Orejas-Miranda, Roux-Estève & Guibé, 1970 Leptotyphlopidae (Squamata) Afrique occidentale
29. *Anodonthyla rouxae* Guibé, 1974. Microhylidae (Anura) Madagascar
30. *Gephyromantis blanci* Guibé, 1974. Ranidae (Anura) Madagascar.
31. *Gephyromantis domerguei* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar.
32. *Gephyromantis elegans* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
33. *Gephyromantis klemmeri* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
34. *Madecassophryne* Guibé, 1974 Microhylidae (Anura). Madagascar
35. *Madecassophryne truebae* Guibé, 1974. Microhylidae (Anura). Madagascar.
36. *Mantidactylus bourgati* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
37. *Mantidactylus grandisonae* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar.
38. *Mantidactylus pauliani* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
39. *Mantidactylus pseudoasper* Guibe, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar.
40. *Mantidactylus wittei* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar.
41. *Mantipus bipunctatus* Guibé, 1974. Microhylidae (Anura). Madagascar
42. *Mantipus guentherpetersi* Guibé, 1974 Microhylidae (Anura). Madagascar
43. *Microhyla palmata* Guibé, 1974. Microhylidae (Anura). Madagascar
44. *Platyhyla alticola* Guibé, 1974. Microhylidae (Anura). Madagascar
45. *Platypelis tsaratananaensis* Guibé, 1974. Microhylidae (Anura) Madagascar
46. *Rhacophorus brygooi* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
47. *Rhacophorus elegans* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
48. *Rhacophorus microtis* Guibe, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
49. *Rhacophorus williamsi* Guibé, 1974. Ranidae (Anura). Madagascar
50. *Stumpffia grandis* Guibe, 1974 Microhylidae (Anura) Madagascar
51. *Stumpffia roseifemoralis* Guibe, 1974. Microhylidae (Anura). Madagascar
52. *Gephyromantis blommersae* Guibé, 1975. Ranidae (Anura). Madagascar
53. *Gephyromantis eiselti* Guibé, 1975. Ranidae (Anura). Madagascar
54. *Hyperolius arnoulti* Guibé, 1975 Brevicipitidae (Anura). Madagascar
55. *Mantipus minutus* Guibe, 1975 Microhylidae (Anura). Madagascar

56. *Mantipus serratopalpebrosus* Guibé, 1975. Microhylidae (Anura). Madagascar.
57. *Rhacophorus granulosus* Guibé, 1975. Ranidae (Anura). Madagascar.
58. *Rhacophorus leucomaculatus* Guibé, 1975. Ranidae (Anura). Madagascar.
59. *Stumpffia tridactyla* Guibé, 1975. Microhylidae (Anura). Madagascar.
60. *Mantella cowani nigricans* Guibé, 1978. Ranidae (Anura). Madagascar (Voir VENCES et al., 1999).

APPENDICE 2

TAXONS DÉDIÉS À JEAN GUIBÉ

1. *Hyperolius lateralis guibei* Laurent, 1951. Brevicipitidae (Anura). Afrique orientale.
2. *Ptychadena guibei* Laurent, 1954. Ranidae (Anura). Afrique méridionale.
3. *Chamaeleo guibei* Hillenius, 1959. Chamaeleonidae (Squamata). Madagascar.
4. *Lygodactylus guibei* Pasteur, 1964. Gekkonidae (Squamata). Madagascar.
5. *Bothus guibei* Stauch, 1966. Bothidae (Pleuronectiformes). Golfe de Guinée.
6. *Ansonia guibei* Inger, 1966. Bufonidae (Anura). Bornéo.
7. *Hyla guibei* Cochran & Goin, 1970. Hylidae (Anura). Colombie.
8. *Oxyrhopus guibei* Hoge & Romano-Hoge, 1977. Colubridae (Squamata). Brésil.
9. *Rhacophorus guibei* McCarthy, 1978. Ranidae (Anura). Madagascar.
10. *Mantidactylus guibei* Blommers-Schlösser, 1991. Ranidae (Anura). Madagascar.
11. *Guibemantis* Dubois, 1992 (sous-genre de *Mantidactylus* Boulenger, 1895). Ranidae (Anura). Madagascar.

APPENDICE 3

BIBLIOGRAPHIE DE JEAN GUIBÉ

1. GUIBÉ, J., 1933. – Coléoptères rares capturés dans l'Anse de Vauville en août 1932 (Note préliminaire). *Bull. Soc. linn. Normandie*, (8), **7**: 40-47.

1934

2. GUIBÉ, J., 1934*a*. – Deux Copépodes parasites de l'Esturgeon. *Bull. Soc. linn. Normandie*, (8), **7**: 4-6.
3. GUIBÉ, J., 1934*b*. – Remarques sur *Caligus rapax* M. Edw., Copépode parasite de Poissons, recueilli sur *Cyclopterus lumpus* L. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, (8), **8**: 20-22.

1935

4. GUIBÉ, J., 1935*a*. – *Glossosiphonia heteroclita* L., Hirudinée prédatrice de Mollusques Gastéropodes. *Bull. Soc. linn. Normandie*, (8), **8**: 73-79.
5. GUIBÉ, J., 1935*b*. – Présence d'un Faucon pèlerin en Normandie dans la région de Flers (Orne). *Bull. Soc. linn. Normandie*, (8), **8**: 93.

1936

6. GUIBÉ, J., 1936*a*. – Étude de l'aile chez *Apterina pedestris* Meigen (Diptère, Sphaeroceridae). *Bull. Soc. zool. France*, **61**: 266-273.
7. GUIBÉ, J., 1936*b*. – *Doris inconspicua* Ald. et Hanck. Mollusque Nudibranche nouveau pour la région de Luc-sur-Mer (Calvados). *Bull. Soc. linn. Normandie*, (8), **9**: 79.
8. GUIBÉ, J., 1936*c*. – La thérapeutique actuelle dans les empoisonnements phalloïdiens. *Année médicale Caen & Basse Normandie*, **12**: 1-6. [Separatum: Caen, Impr. caennaise, J. Robert & Cie].

1937

9. Guibé, J., 1937. – Etude d'une mutation alaire chez *Apterina pedestris* Meigen. *C. r. Soc. Biol.*, **125**, (2) (14): 31-32.

1939

10. Guibé, J., 1939. – Contribution à l'étude d'une espece *Apterina pedestris* Meigen (Diptère, Sphérocéridés). Thèse de Doctorat. *Bull. Biol. France & Belgique*, suppl. **29**: 1-112, 3 pl.

1940

11. Guibé, J., & Verrier, M.-L., 1940. – Les relations entre le developpement de l'œil et de l'aile chez les Insectes. A propos du Diptère *Apterina pedestris* Meigen. *Bull. Biol. France & Belgique*, **74** (2): 177-184.
12. Guibé, J., 1940. – Etude de quelques Stellérides anormaux. *Bull. Biol. France & Belgique*, **74** (4): 509-518.

1941

13. Guibé, J., 1941. – Observations sur un Polysphincta (Hyménopteres, Ichneumonidés). *Bull. Biol. France & Belgique*, **75**: 310-315.

1942

14. Guibé, J., 1942*a*. – Présence d'*Eccoptomera microps* Meigen en Normandie. Conformation de l'appareil copulateur mâle. *Bull. Soc. zool. France*, **47**: 71-72.
15. Guibé, J., 1942*b*. – Chironomes parasites de Mollusques Gastéropodes: *Chironomus varius limnaei* n. subsp., espece jointive de *C. varus varus* Goetgh. *Bull. Biol. France & Belgique*, **76** (3): 283-297.
16. Guibé, J., 1942*c*. – A propos de la distribution géographique d'une espèce d'Araignée (*Gnathonarium dentatum* Wid). *C. r. Soc. Biogéog.*, **19** (162-163): 39-40.
17. Denis, J. & Guibé, J., 1942. – Sur deux Araignées récoltées dans le département du Calvados. *Robertus truncorum* (L. Koch) et *Meioneta* (*Aprolagus*) *beata* (O. P. Cambr.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **47**: 94-96.

1943

18. Guibé, J., 1943*a*. – Contribution à la Faune arachnologique de Normandie 1[re] note. *Bull. Soc. ent. France*, **48**: 76-78.
19. Guibe, J., 1943*b*. – Présence de *Tromatobia oculatoria* F. (Ichneumonide) dans les cocons d'*Argiope bruennichi* Scop. (Arachnide). *Bull. Soc. zool. France*, **68** (2): 58-61.
20. Guibé, J., 1943*c*. – Presence d'un appareil stridulatoire chez le mâle de deux espèces d'araignees *Theridium ovalum* Clk. et *Gongylidiellum vivum* O. P. Camb. *Bull. Soc. zool. France*, **68** (3): 65-67.
21. Guibé, J., 1943*d*. – Capture de *Capros aper* Gmelin à Luc-sur-Mer (Calvados). *Bull. Soc. linn. Normandie*, (9), **2**: 135-136.

1944

22. Guibé, J., 1944. – Remarques sur la biologie d'*Oxybelus uniglumis* L. (Hymenoptère, Sphegide). *Bull. Soc. zool. France*, **69**: 193-198.

1945

23. Guibé, J., 1945*a*. – Aperçu sur la faune arachnologique de la Normandie. *Bull. Soc. linn. Normandie*, "1944", (9), **4**: 46-57.
24. Angel, F. & Guibé, J., 1945*a*. – Etude comparative des especes *spinosa*, *courtoisi* et *delacouri*, appartenant au genre *Rana*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **17**: 379-383.
25. Guibé, J., 1945*b*. – A propos du genre *Gephyromantis* (Batracien). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **17**: 383-384.

26. ANGEL, F., & GUIBÉ, J., 1945*b* - Tableau des espèces actuellement connues du genre *Pseudohemisus* (Batraciens de Madagascar) et description d'une espèce nouvelle *P. pustulosus* n. sp. *Bull. Soc. zool. France*, **70** (4-5): 150-154.

1946

27. GUIBÉ, J., 1946*a*. - Sur la validité de *Mantipus laevipes* (Mocquard) (Batraciens Microhylidés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **18**: 50-51.
28. Guibe, J., 1946*b* - Reptiles et Batraciens de la Sangha (Congo français) récoltes par M. A. Baudon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **18**: 52
29. ANGEL, F., BERTIN, L. & GUIBÉ, J., 1946. - Note relative à la nomenclature d'un Amphibien et d'un Poisson. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **18**: 473-474

1947

30. GUIBÉ, J., 1947*a* - Trois *Gephyromantis* nouveaux de Madagascar (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **19**: 151-155.
31. GUIBÉ, J., 1947*b* - Variations de la ceinture scapulaire chez les espèces appartenant aux genres *Mantipus* et *Plethodontohyla* (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **19**: 261-264.
32. GUIBÉ, J., 1947*c* - Description d'un Batracien nouveau de Madagascar (*Boophis laurenti* n. sp.) et synonymie de plusieurs espèces du genre *Boophis*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **19**: 438-439
33. GUIBÉ, J., 1947*d* - Contribution a l'étude du genre *Mantipus*. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **1**: 76-81.

1948

34. GUIBÉ, J., 1948*a* - Etude du dimorphisme sexuel chez trois especes du genre *Silybura* (Ophidien). *Bull. Soc. zool. France*, **73**: 91-94
35. GUIBÉ, J., 1948*b* - Contribution a l'étude de l'appareil génital des Typhlopides (Ophibiens). *Bull. Soc. zool. France*, **73**: 224-228
36. GUIBÉ, J., 1948*c* - La répartition geographique des Batraciens de Madagascar. *Mem. Inst. Sci. Madagascar*, (A), **1**: 177-179
37. GUIBÉ, J., 1948*d* - Etude comparee des espèces *lugubris*, *femoralis* et *cowani* appartenant au genre *Mantidactylus* (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **20**: 235-238.
38. GUIBÉ, J., 1948*e* - Contribution à l'etude osteologique de *Megalixalus seychellensis* (Tschudi) (Batracien). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **20**: 500-501
39. GUIBÉ, J., 1948*f* - Sur le dimorphisme sexuel des especes du genre *Langaha* (Ophidiens). *C. r. Acad. Sci.*, **226**: 1219-1220
40. GUIBÉ, J., 1948*g*. - Les Batraciens venimeux auxiliaires de la medecine. *Avenir*, **9**: 5

1949

41. GUIBÉ, J., 1949*a* - Revision des Boides de Madagasrcar. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **3** (1): 95-105
42. GUIBÉ, J., 1949*b*. - Révision du genre *Langaha* (Ophidiens). Le dimorphisme sexuel, ses conséquences taxonomiques. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **3** (2): 147-153.
43. ANGEL, F. & GUIBÉ, J., 1948 - A propos d'*Arthroleptis agadesi* Angel (Batracien). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **20**: 62-63.

1950

44. GUIBÉ, J., 1950*a*. - Contribution à l'etude de l'Aïr (Mission L. Chopard et A. Villiers). Batraciens. *Mém. IFAN*, **10**: 329-332
45. GUIBÉ, J., 1950*b* - Description d'un Batracien nouveau pour la faune malgache *Platypelis milloti* n. sp. (Microhylidés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **22**: 214.
46. GUIBÉ, J., 1950*c* - *Catalogue des types d'Amphibiens du Muséum national d'Histoire naturelle*. Paris, Imprimerie nationale: 1-71.
47. GUIBÉ, J., 1950*d* - Les Lezards d'Afrique du Nord (Algerie, Tunisie, Maroc). *Terre & Vie*, **1**: 15-38

48 Guibé, J., 1950*e*. – La Tortue grecque (*Testudo graeca* Linné). *Terre & Vie*, **3**: 128-138.
49. Millot, J. & Guibé, J., 1950. – Les Batraciens du nord de l'Andringitra (Madagascar). *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **4**: 197-206.

1951

50. Guibé, J., 1951. – Fernand Angel, 1881-1950. *Copeia*, **1951** (1): 1.
51. Anthony, J. & Guibé, J., 1951. – *Casarea*, forme de passage entre les Boïdes et le Serpents Protéroglyphes. *C. r. Acad. Sci.*, **233**: 203-204.
52. Millot, J. & Guibé, J., 1951. – Batraciens malgaches à biotope végétal. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **5** (1): 197-212, 2 pl.

1952

53 Guibé, J., 1952*a*. – Deux *Hyperolius* nouveaux pour la faune malgache (Batraciens). *Le Naturaliste malgache*, **5**: 101-103.
54 Guibé, J., 1952*b*. – Les Reptiles. *Science & Avenir*, **60**: 64-69.
55 Guibé, J., 1952*c*. – Les Batraciens et les Reptiles aquatiques de France du point de vue de la pisciculture. *Terre & Vie*, **99** (4): 181-189.
56 Guibé, J., 1952*d*. – Recherches sur les Batraciens de Madagascar. I. Batraciens de la grotte d'Andranoboka. Description d'une espèce nouvelle. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **7** (1): 109-116.
57. Guibé, J., 1952*e*. – *Typhlops angeli* (Serpent), espèce nouvelle du Mont Nimba. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **24**: 79.
58. Guibé, J., 1952*f*. – *In*: L. Barnett (ed.), *Ce monde où nous vivons*, Paris, Hachette-Time: 1-299 [" Le texte de la traduction a été revu par Roger Nimier sous la haute autorité de MM. (...) Jean Guibé, sous-directeur du Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum National d'Histoire Naturelle "].
59. Anthony, J. & Guibé, J., 1952. – Les affinités anatomiques de *Bolyeria* et *Casarea* (Boïdes). *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **7** (2): 189-201.

1953

60. Guibé, J., 1953*a*. – Deux *Hyperolius* nouveaux pour la faune malgache (Batraciens). *Le Naturaliste malgache*, **5**: 101-103.
61 Guibé, J., 1953*b*. – Au sujet de l'introduction de *Rana tigrina* Daudin à Madagascar. *Le Naturaliste malgache*, **5**: 241-242.
62 Guibé, J., 1953c. – Répartition géographique des Batraciens de Madagascar. *C. r. Soc. Biogeog.*, (n.s.) **1**: 167-169.
63. Guibé, J., 1953*d*. – Le dimorphisme sexuel chez les Reptiles. *La Nature*, **3217**: 129-133.
64. Guibé, J., 1953*e*. – Les Batraciens et les Reptiles des régions Indo-Malaise et Australo-Néoguinéenne. *C. r. Soc. Biogeogr.*, **257**: 2-5.
65 Guibé, J., 1953*f*. – Les serpents venimeux. *Naturalia*, **2**: 11-17.
66 Guibé, J., 1953*g*. – Du serpent avaleur d'œufs au serpent cannibale. *Science & Avenir*, **82**: 551-554.
67 Guibé, J., et Lamotte, M., 1953. – *Rana (Ptychadaena) submascareniensis*, Batracien nouveau de l'Afrique Occidentale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **25**: 361-364.

1954

68 Guibé, J., 1954*a*. – *Catalogue des types de Lézards du Muséum national d'Histoire naturelle*. Bayeux, Imprimerie Colas: 1-119.
69 Guibé, J., 1954*b*. – Étude de *Liopholidophis lateralis* (D. et B.) et description d'une espèce nouvelle. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **9**: 241-246.
70 Guibé, J., 1954*c*. – La naissance d'un Triton. *Science & Avenir*, **84**: 71-74.
71 Guibé, J., 1954*d*. – Les Serpents. Légendes et vérité. *Naturalia*, **4**: 41-44.
72 Guibé, J., 1954*e*. – La voracité des Serpents. *Naturalia*, **9**: 29-32.
73 Guibé, J., 1954*f*. – Le Caméléon. *Science & Nature*, **1954** (1): 17-20.
74. Guibé, J., 1954*g*. – Le Fouette-queue. *Science & Nature*, **1954** (2): 27-29.

75. Guibé, J., 1954*h*. – Tolérance thermique et thermorégulation chez les Reptiles. *Scientia*, (6), **48**: 23-27.
76. Guibé, J., 1954*i*. – Les Crocodiles. *In*: F. Edmond-Blanc, G. M. Villenave, & G. Schmid (éd.), *Le grand livre de la faune africaine et de sa chasse*, **1**, Monaco & Genève, Union Européenne d'Edition, Godefroy Schmid et René Kister: 173-176. [Réédité en 1957].
77. Guibé, J. & Lamotte, M., 1954. – Etude comparée de *Rana* (*Ptychadaena*) *longirostris* Peters et *R.* (*Pt.*) *aequiplicata* Werner. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **26**: 318-321.
78. Angel, F., Guibé, J. & Lamotte, M., 1954. – La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. Lézards. *Mém. IFAN*, **40** (2): 371-379.
79. Angel, F., Guibé, J., Lamotte, M. & Roy, R., 1954. – La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. Serpents. *Mém. IFAN*, **40** (2): 381-402.

1955

80. Guibé, J., 1955. – *Mes Tortues. Tortues terrestres, tortues aquatiques*. Paris, La Maison rustique: 1-32.
81. Guibé, J. & Lamotte, M., 1955*a*. – L'espèce *Rana* (*Ptychadaena*) *bibroni* Hallowell. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **27**: 357-362.
82. Guibé, J. & Lamotte, M., 1955*b*. – Le statut systématique de *Rana* (*Ptychadaena*) *superciliaris* Günther. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **27**: 363-367.
83. Guibé, J. & Lamotte, M., 1955*c*. – Un nouveau Ranidé d'Afrique occidentale: *Rana* (*Ptychadaena*) *tournieri* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **27**: 442-446.
84. Guibé, J. & Saint-Girons, H., 1955. – Espace vital et territoire chez les Reptiles. *La Nature*, **3245**: 358-362.

1956

85. Guibé, J., 1956*a*. – *Titres et travaux scientifiques de Jean Guibé*. Paris, Imprimerie Pierre André: 1-40.
86. Guibé, J., 1956*b*. – La position systématique des genres *Pseudohemisus* et *Scaphiophryne* (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **28**: 180-182.
87. Guibé, J., 1956*c*. – Révision des espèces malgaches du genre *Phyllodactylus* Gray. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **10**: 245-250.

1957

88. Guibé, J., 1957. – Reptiles d'Iran récoltés par M. Francis Petter. Description d'un Vipéridé nouveau *Pseudocerastes latirostris*, n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **29**: 136-142. [Inclut des Amphibiens].
89. Guibé, J. & Lamotte, M., 1957. – Révision systématique des *Ptychadena* (Batraciens Anoures Ranidés) d'Afrique Occidentale. *Bull. IFAN*, **19**, (A) (3): 937-1003.

1958

90. Guibé, J., 1958*a*. – André Marie-Constant Duméril, le Père de l'Erpétologie. Leçon inaugurale du cours de zoologie (Reptiles et Poissons) prononcée le 29 avril 1958. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **30**: 329-341.
91. Guibé, J., 1958*b*. – Les poissons des grandes profondeurs. *Documents pour la classe*, Paris, Institut pédagogique national: 17-22.
92. Guibé, J., 1958*c*. – Préface. *In*: A. Villiers, Tortues et Crocodiles de l'Afrique noire française. *Initiations et Etudes africaines*, **15**, Dakar, IFAN: 1-354.
93. Guibé, J., 1958*d*. – Les Serpents de Madagascar. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, (A), **12**: 189-260.
94. Guibé, J., 1958*e*. – Les Poissons toxicophores (1934-1943). *In*: P. P. Grassé (éd.), *Traité de Zoologie*, Tome **13**, Fascicule 3, Paris, Masson: 1813-2760.
95. Guibé, J. & Lamotte, M., 1958*a*. – La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XIII. Batraciens (sauf *Arthroleptis*, *Phrynobatrachus* et *Hyperolius*). *Mém. IFAN*, **53**: 241-273, 11 pl.
96. Guibé, J. & Lamotte, M., 1958*b*. – Les *Ptychadena* (Batraciens, Ranidés) du Cameroun. *Bull. IFAN*, **20**, (A) (4): 1448-1463.
97. Guibé, J. & Lamotte, M., 1958c. – Une espèce nouvelle de Batracien du Mont Nimba (Guinée française) appartenant au genre *Phrynobatrachus*: *Ph. maculiventris* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **30**: 255-257.

1959

98. Guibé, J., 1959*a*. – Description d'un Batracien nouveau de Côte d'Ivoire: *Phrynobatrachus villiersi* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **31**: 134-136.
99. Guibé, J., 1959*b*. – Le Cobra. *La Vie des Bêtes*, **11**: 12-13.
100. Guibé, J., 1959*c*. – *Les plus beaux Reptiles*. Paris, Larousse: 1-96.
101. Guibé, J., 1959*d*. – *Rettili*. Novara, Istituto Geografico De Agostini: 1-96.
102. Guibé, J. & Lamotte, M., 1959. – Morphologie et reproduction par développement direct d'un Anoure du Mont Nimba, *Arthroleptis crusculum* Angel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **32**: 125-133.

1960

103. Guibé, J., 1960*a*. – *Reptilien*. Munchen, Goldmann Verlag: 1-96.
104. Guibé, J., 1960*b*. – L'Orvet. *La Vie des Bêtes*, **26**: 13-14.
105. Guibé, J., 1960*c*. – Hibernation chez les Reptiles. *La Vie des Bêtes*, **28**: 20-21.
106. Guibé, J., 1960*d*. – A propos du Serpent minute. *La Vie des Bêtes*, **29**: 11.
107. Guibé, J., 1960*e*. – Description de deux Batraciens nouveaux d'Afrique du Sud: *Ptychadena poyntoni* n. sp. et *P. smithi* n. sp. (Ranidés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **32**: 200-204.
108. Guibé, J. & Hvass, H., 1960. – *Les Poissons*. Paris, Fernand Nathan: 1-111, 64 pl.
109. Guibé, J. & Lamotte, M., 1960. – Deux espèces affines de Batraciens africains longtemps confondues: *Ptychadena oxyrhynchus* (Smith) et *Ptychadena abyssinica* (Peters). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **32**: 380-391.
110. Bauchot, M.-L. & Guibé, J., 1960. – Catalogue des types de Poissons du Muséum national d'Histoire naturelle. Famille des Scaridae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **32**: 290-300.

1961

111. Guibé, J., 1961*a*. – Cheval-marin ou Cheval-chenille, l'Hippocampe. *La Vie des Bêtes*, **32**: 10-11.
112. Guibé, J., 1961*b*. – Le Hareng. *La Vie des Bêtes*, **36**: 24.

1962

113. Guibé, J., 1962*a*. – *Les Reptiles*. Paris, PUF, *Que sais-je?*, **990**: 1-124.
114. Guibé, J., 1962*b*. – Le Serpent à sonnette. *La Vie des Bêtes*, **43**: 8-9.
115. Bauchot, M.-L. & Guibé, J., 1962. – Addendum au catalogue des types de Poissons du Muséum national d'Histoire naturelle. Famille des Scaridae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1961", (2), **33**: 259.
116. Guibé, J. & Lamotte, M., 1962. – Deux espèces nouvelles de Batraciens de l'ouest africain appartenant au genre *Phrynobatrachus*: *Ph. guineensis* n. sp. et *Ph. alticola* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1961", (2), **33**: 571-576.
117. Guibé, J. & Roux-Estève, R., 1962. – The generic status of the snake *Henicognathus sumichrasti* Bocourt, 1886. *Herpetologica*, **18**: 268.

1963

118. Guibé, J., 1963. – Les serpents fascinent-ils leur proie? *Naturalia*, **114**: 62-63.
119. Guibé, J. & Lamotte, M., 1963. – La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XXVIII. Batraciens du genre *Phrynobatrachus*. *Mem. IFAN*, **66**: 601-627.

1964

120. Guibé, J., 1964*a*. – Note sur un Poisson de la Lobaye (*Mastacembelus goro* Blgr.). *Cahiers de la Maboké*, **2** (2): 141-142.
121. Guibé, J., 1964*b*. – Revision des espèces du genre *Mantella* (Amphibiens, Ranidae). *Senck. Biol.*, **45** (3-5): 259-264.

1965

122. Guibé, J., 1965. – *Les Batraciens*. Paris, PUF, *Que sais-je?*, "1964", **1160**: 1-127.

123 ROUX-ESTÈVE, R. & GUIBÉ, J., 1965a. - Contribution à l'étude du genre *Boaedon* (Serpentes, Colubridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1964", (2), **36**: 761-774.
124. ROUX-ESTÈVE, R. & GUIBÉ, J., 1965b. - Etude comparée de *Boaedon fuliginosus* (Boie) et *B. lineatus* D. et B. (Ophidiens). *Bull. IFAN*, **27**, (A) (1): 397-409.

1966

125 GUIBÉ, J., 1966a. - Reptiles et Amphibiens récoltés par la mission franco-iranienne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat*, (2), **38**: 97-98.
126 GUIBÉ, J., 1966b. - Contribution a l'etude des genres *Microgecko* Nikolsky et *Tropiocolotes* Peters (Lacertilia, Geckonidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat*, (2), **38**: 337-346.
127 GUIBÉ, J., 1966c. - *Ptychadena* (Amphibia Salientia). *Exploration Parc natn. Albert*, (2), **18** (4): 47-65.

1967

128. GUIBÉ, J., ROUX-ESTÈVE, R. & VILLIERS, A., 1967. - *Typhlops komagui* Villiers = *Leptotyphlops komagui* (Serpentes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **39**: 452-453.

1970

129. GUIBÉ, J., 1970. - Introduction et diagnose (3-5). La peau et les productions cutanees (6-32). Le squelette du tronc et des membres (33-77). Le squelette céphalique (78-143). La musculature (144-180). La locomotion (181-193). La réduction des membres (194-201). Le systeme nerveux périphérique (333-346). Les organes de l'olfaction (347-359). Les organes stato-acoustiques (360-375). Les organes gustatifs (376-377). Les fossettes labiales et faciales. Le sac supranasal (378-381). L'appareil circulatoire (429-473). L'appareil respiratoire (499-520). L'appareil digestif (521-548). L'appareil uro-génital (801-828). La reproduction (859-892). L autonomie et la régeneration (979-986). Données écologiques (987-1036). Etude des populations (1037-1043). La répartition géographique (1044-1053). La systématique des Reptiles actuels (1054-1160). *In* P. P. GRASSÉ, (ed.), *Reptiles*, Paris, Masson, *Traité de Zoologie*, Tome **14**, Fascicules 2 & 3: 1-680 + i-xxxii, 681-1428.
130 ORÉJAS-MIRANDA, B. R., ROUX-ESTÈVE, R. & GUIBÉ, J., 1970. - Un nouveau genre de Leptotyphlopidés (Ophidia). *Rhinoleptus koniagui* (Villiers). *Comun. zool. Mus. Hist. nat. Montevideo*, (10), **127**: 4.

1972

131 GUIBÉ, J. & ROUX-ESTÈVE, R., 1972a. - Les types de Schlegel (Ophidiens) présents dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. *Zool. Mededelingen*, **47** (9): 129-134.
132. GUIBÉ, J. & ROUX-ESTÈVE, R., 1972b. - Les espèces ouest africaines du genre *Lycophidion* (Serpentes, Colubridae). *Zool. Mededelingen*, **47** (9): 391-400, pl. 1-2.

1974

133. GUIBÉ, J., 1974a. - Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1973", (3), **145** (*Zool.* **109**): 1009-1017.
134 GUIBÉ, J., 1974b. - Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1973", (3), **171** (*Zool.* **116**): 1171-1192.
135. GUIBÉ, J., 1974c. - Les Amphibiens. *In*: A. TÉTRY, *Zoologie*, Tome **4**, *Tétrapodes - Domaines faunistiques - Zoogéographie*, Paris, Gallimard, Encyclopédie de la Pléiade: 1-108.

1975

136 GUIBÉ, J., 1975a. - Le statut générique de quelques Batraciens malgaches. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1974", (3), **266** (*Zool.* **188**): 1761-1766.
137 GUIBÉ, J., 1975b. - Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, "1974", (3), **323** (*Zool.* **230**): 1081-1089.

138 Guibé, J., 1975c. – Préface. *In*: A. Villiers, Les Serpents de l'Ouest Africain, 3e ed., Dakar, IFAN, *Initiations et Etudes Africaines*, **11**: 1-195.

139 Smith, H. M., Smith, R. B. & Guibé, J., 1975a. – Resurrection of a nomen dubium for an asiatic skink, formerly thought to be American, *Eumeces capito*. *J. Colorado-Wyoming Acad. Sci.*, **7** (6): 46

140 Smith, H. M., Smith, R. B. & Guibé, J., 1975b. – The identity of Bocourt's lizard *Eumeces capito* 1879. *Great Basin Naturalist*, **35** (1): 109-112.

1977

141 Guibé, J. & Thireau, M., 1977. – *Les Batraciens*. 2e éd. Paris, PUF, *Que sais-je?*, **1160**: 1-127.

1978

142 Guibé, J., 1978. – Les Batraciens de Madagascar. *Bonner Zool. Monograph.*, **11**: 1-140 + i-iv, pl. 1-82

Corresponding editor: Alain Dubois

Alytes, 2006, **24** (1-4): 147-164. *Forum*

Species introductions and reintroductions, faunistic and genetic pollution: some provocative thoughts[1]

Alain Dubois

Vertebrés: Reptiles & Amphibiens, USM 0602 Taxonomie & Collections, Département de Systematique & Evolution, Museum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France
<adubois@mnhn.fr>

Although less than other animal groups, amphibians are sometimes concerned by the problems related to the introduction of alien specimens into natural populations. They may be victims of such introductions (especially of amphibians, fishes and other aquatic predators), or cause problems to other species through introduction outside their range. The problems posed by introductions, reintroductions and population reinforcements are discussed in a more general way. Introductions of alien species outside their range (faunistic pollution), or of alien specimens into other populations of the same species or of another interfertile species (genetic pollution), beside creating ecological problems, hinder or impede subsequent study of the history and evolution of these populations. For evolutionary biologists, they amount to a destruction of their object of study. Furthermore, such operations carry an optimistic but misleading message to the public, according to which destructions of the environment caused by human activities would be reversible. It is urgent that the main concepts of genetics and taxonomy be given more weight in decisions regarding reintroductions of animals into threatened populations or habitats.

Introduction

Amphibian specialists worldwide have recently become aware of two "new" questions (1) our current knowledge of the amphibian species of the planet is very incomplete (Köhler et al., 2005), and "it is reasonable to predict that zoologists have not yet collected, studied, described and named half of the amphibian species that still live on our planet, perhaps even much less" (Dubois, 2004: 22); (2) amphibians are currently facing major threats of various kinds, so that many species of this group are likely to become extinct in the next decades

1. This paper is a combination of a communication entitled "Les concepts de pollution faunistique et de pollution genetique", presented during the workshop "Les Amphibiens et les introductions d'especes exogenes dans les milieux" organized by ISSCA and held in the Angers University (France) on 10 November 2003, and a communication entitled "Le concept de pollution genetique", presented during the workshop "Especes envahissantes - Introductions" organized by the Societe de Biogeographie et held in the Paris Museum (France) on 19 November 2004

(Stuart et al., 2004, Lannoo, 2005) – many of them even before having been described (Dubois, 1997; Hanken, 1999). Batrachologists feel therefore very concerned about the conservation of amphibian species, and, when this is impossible (especially when their habitats are being destroyed), they try at least to collect some specimens as a testimony to the existence of a species before its destruction as a result of human activity. Because of their complex life cycles, amphibians are particularly sensitive to environmental perturbation or destruction, being liable to be aggressed either during their aquatic life (as tadpoles or breeding adults in many species) or during their aerial life (as juveniles and adults). For this reason, in the recent decades attention has particularly be given to the factors of threat of these animals linked to the destruction or alteration of their habitats. Less interest has been afforded to another question, more studied in other groups of animals like mammals or birds, i.e., the problems posed by the displacement of animals by man on our globe and their introduction into new habitats. In this group also, however, this question merits to be considered.

Amphibian populations are concerned by this problem either as introduced species or as victims of introductions of alien species or specimens in ecosystems. Compared to mammals and birds, few amphibian species have been introduced in many regions outside their distribution range, but three of them have been so in several parts of the world: *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), *Bufo marinus* (Linnaeus, 1758) and *Rana catesbeiana* Shaw, 1802. In some cases, these introductions were documented to have negative impacts on the native populations of other species of amphibians, or of other zoological groups. In other cases, for want of comparative studies, in particular based on the survey of the same habitats before the introduction, no such impact is known to have yet occurred, but a simple application of the *precautionary principle* requires to be very prudent before considering such an impact as negligible. Calling such a careful attitude "psychosis" (Duguet & Melki, 2003), without strong data demonstrating that the introduction has no harmful effect of any kind on an ecosystem, is certainly not doing a service to the education of the public to the risks of ecological desequilibria linked to the introduction of alien species in ecosystems. Other introductions of amphibians, more limited in scope, have occurred in various regions, some of them with a documented negative impact on the native populations. The latter is particularly strong in small isolated habitats such as islands, as well exemplified by the introduction of the hylid species *Osteopilus septentrionalis* (Dumeril & Bibron, 1841) in the Caribbeans (Breuil, 2002).

Amphibians can also be the victims of the introduction of alien species or specimens in habitats. Introduction of other aquatic predators like fishes or crayfishes can have strong impact on amphibian populations, in particular those in which a large part of the life cycle is spent in water, such as some mountain lake newt populations (Dubois, 2002). This impact can seemingly be reversed by reintroduction of amphibians in these habitats after eradication of the predators, but this is only apparent, as the reintroduced specimens will have to come from other populations and therefore will not inform us on the evolutionary characteristics of the specimens that had reached these habitats "by themselves".

Although seldom mentioned by ecologists and conservation biologists, this problem of the loss of information caused by displacement of animals is even stronger in the case of specimens of the "same species", or of different species but that are liable to hybridize

successfully in the field. A particularly striking example in this respect is that of the complex of European green frogs of the genus *Pelophylax* Fitzinger, 1843 (or the *Pelophylax* subgenus of the genus *Rana* Linnaeus, 1758), which is of particular interest for evolutionary biologists as it includes both "normal species" and kleptons, i.e., "species" of hybrid origin with modified meiosis and hemiclonal transmission of the genome of one parental species to the progeny (DUBOIS, 1977, 1991; DUBOIS & GÜNTHER, 1982, GRAF & POLLS-PELAZ, 1989). Understanding how such a complex system appeared, evolved and progressively spread all over Europe is of great interest, and requires in particular analysis of the phylogeographic relationships between populations of the various taxa and regions of all Europe. Such an analysis will simply be impossible if too many displacements of green frogs are made, either for the purpose of eating frog legs (DUBOIS, 1983), or of using frogs in research and teaching (DUBOIS, 1982), or of simple curiosity or "accident" However, evidence now exists that such displacements, followed by "successful" implantation of the newcomers and their breeding within the local populations, have already taken place in various parts of Europe, which will no doubt obscure or make impossible such phylogeographic analyses (ARANO et al., 1995; PAGANO et al., 2003).

In may be useful for batrachologists to provide a more general discussion of some of the concepts relating to the problems of introductions and mixtures of specimens from alien origins in local animal populations, especially in the light of the concepts of "faunistic" and "genetic" pollution.

DEFINITIONS

The term pollution derives from the Latin verb *polluere*, which means "destroy the purity or sanctity of" It is traditionally used in biology, and especially in environmental sciences, to designate the introduction into an ecosystem of alien elements, i e., that were not initially part of this ecosystem. The use of this term usually has two connotations. First, this introduction is usually "artificial" (i e., due to man) Second, it is destructive or harmful to the environment or to the species that live there.

Environmental biology usually considers two kinds of pollutions: chemical and physical Chemical pollution may be mineral or organic Physical pollutions may be of various kinds, e.g , thermic, electro-magnetic, acoustic or even visual. The present discussion is devoted to a kind of pollution which is less often considered as such, i e , *biotic pollution* (DUBOIS, 2002: 49), the *introduction* of alien organisms into ecosystems, following their *translocation* (displacement), which modifies the initial integrity of these ecosystems.

Three major categories of biotic pollutions can be distinguished (1) the terms *faunistic pollution* (DUBOIS, 1983*a*: 103) and *floristic pollution*, or more generally *taxonomic pollution*, designate introductions into ecosystems of *taxa* that were previously absent from them, (2) the term *genetic pollution* (DUBOIS & MORÈRE, 1979, 1980) refers to the modification of the genetic structure of a population resulting from the introduction of individuals being interfertile with those of this population, (3) the term *cultural pollution* (DUBOIS & MORÈRE, 1980) points to the introduction in a population, through learning or imitation, or behaviours or traditions that were not previously present

Below, the term "natural" population designates a population that has not been modified by the introduction of alien specimens carried from elsewhere by man. This does not mean that such populations are "natural" in the sense that they would have evolved without any influence from man. Very few habitats, if any, remain on our planet that have not been modified little or much by human activity, but as long as the impact of this activity has been limited to predation, modification of the habitat or other aggressions, it has not altered the population by introduction of alien genetic material. The "original" genetic characteristics of a population are by themselves neither "better" nor "worse" than such "artificially modified" characteristics. Any given local population can be more or less "adapted" to its habitat. If all were "best adapted", extinctions would have been much rarer than they have been during the evolution of organisms on earth. The idea that is defended below, i.e., that, from the viewpoint of evolutionary biologists, introduction of alien specimens or alleles in populations should not be supported, does not mean that in most cases this introduction could render the receiver population more fragile (although this is true in some cases), but that it will obscure the message which "natural" populations, as defined above, can deliver regarding their past history and evolution.

In what follows, the term "receiver population" designates any "natural" population in which individuals coming from another population are artificially introduced by man, whereas "provider population" designates the "natural" population where these introduced specimens have been collected.

Faunistic pollution

Faunistic (or floristic) pollution results from the introduction, followed by *acclimatization* (i.e., successful reproduction), of a species outside its previous distribution area. The criterion of acclimatization is an important one: simple introduction, not followed by reproduction in the new habitat, of a new species, even in large numbers, does not qualify as faunistic pollution, as it does not permanently modify the taxonomic structure of the ecosystem.

Faunistic pollution may have either "negative" or "positive" consequences on the environment and the species that live there.

In a first stage, a "successful" (i.e., followed by reproduction) introduction results in an increase of the species diversity of the ecosystem. In a second step, it induces more important modifications in this ecosystem. This may include reductions or extinctions of the populations of other species, i.e., a reduction of species diversity at the expense of "autochtonous" species, resulting from either predation, competition, parasitism or introduction of pathogens, or a combination of these factors. These structural modifications, in their turn, entail modifications in the dynamics of the ecosystem, in the relations between species.

Several criteria can be taken into account to consider that such a consequence is "positive" or "negative". Some criteria rely on the needs or desires of human societies, or of some of their members, whereas others rely on the preservation of some natural equilibria or dynamics. Thus, reduction of specific diversity or modifications in the dynamics of the

ecosystem may be considered "negative" consequences for the latter. But the situation is more complex, less straightforward, when the consequences for human societies, groups or individuals are considered.

Since the 19th century, many examples of catastrophic consequences of introductions of alien species into ecosystems have been documented (DORST, 1970, PASCAL et al., 2006). In many cases, an introduced species, having no local predators or competitors, shows a very rapid population growth and quickly invades the neighbouring regions and habitats, hence the term of "invasive species" to designate such situations. To tell the truth, such species are usually not particularly "invasive" by themselves, and often do not show such aggressive expansionist characteristics in their region of origin, but what makes them "invasive" is their arrival in a new ecosystem where they find a "free place" or are, at least temporarily, more efficient than the native species in competition or predation. The impact of such taxonomic pollutions may be very strong, especially in the first years or generations, before a new equilibrium can progressively develop. Particularly severe are the consequences of such introductions in small ecosystems, limited in size and/or in ecological diversity, such as islands, desert oases or isolated habitats. in such cases, extinction of the local species may occur rapidly, before such an equilibrium can even appear

Despite these cautionary tales, still nowadays many "wild" introductions of plants or animals are made in various countries just for the "fun" or for "enrichment" of ecosystems believed to be "too poor in species" (VASSEROT, 1972) More dangerous are such translocations when they are "justified" by "economic" criteria Among results for human societies that can be considered "positive" are the introduction of new food resources: no doubt, the introduction of the large frog *Rana catesbeiana* in some regions with depleted faunae (often as a result of previous human activities) may provide new sources of proteins for local human populations. In some cases, the introduction of alien species into an ecosystem may allow to help destroying other species that are harmful to the crop (parasites) or to live-stock (predators). Such a "biological pest control" is often considered only from the viewpoint of agriculturists and breeders, as a fully "positive" intervention of men on an ecosystem, but it may be so only from a narrow point of view, as introduced species frequently have the "bad idea" to do something else than that for which they have been imported: a striking example is that of the giant toad *Bufo marinus*, initially introduced in various regions in the hope that it would destroy insects harmful to plantations, but which turned to have very destructive impacts on the local ecosystems, especially in Australia.

As for the "negative" consequences for human societies of the modifications of ecosystems that may follow faunistic pollution, those which have direct, "visible" economic impact are often highlighted e g , the loss of food resources, as a result of predation, parasitism, competition or pathology, or the loss of "spectacular" species, particularly large-sized species of mammals and birds. However, while most popular media, or even scientists, will feel very concerned by threats on species like tigers, pandas or eagles, few will worry about the extinction of an obscure subterranean mole, toad or collembola.

A strange fact, which has often struck me as a professional biologist, is the large, almost unanimous, silence of many of my colleagues, even among those who like myself are interested in biological evolution and who study it, about the immediate and inescapable consequence of any faunistic (or floristic) pollution as a factor of *loss of information*. Such

"successful" introductions modify the "natural" composition of ecosystems, and in particular the distribution of species. Whereas laymen and some popular media may imagine that the distribution of all species of our planet is "well known", specialists are well placed to know that this is completely wrong. Except for a few well-studied large-sized mammals, birds and a few other large vertebrates, not only the distribution, but, more prosaically, the mere existence of a large majority of the species of our planet is still unknown to biologists (HAMMOND et al., 1995). Active introduction of species by man outside their previous distribution range will introduce "artefacts" in the distribution of these species. This is all the more problematic whenever the place of the introduction is "not far" from the "natural" range of the species, especially if it is not separated from the latter by a natural barrier like a sea or mountain. As many introductions are carried out "secretly", in many cases the original place of origin and of release of introduced animals (or plants), and their sexes and numbers, are unknown, and doubts can exist about the indigenous nature of specimens later recorded in the same area. A good example of this situation was that of the specimens of the toad *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) introduced by simple "scientific curiosity" in the early 20[th] century by Raymond Rollinat in the department of Indre in France, in an area where the species could potentially be thought of occurring "naturally" (DUBOIS & MORÈRE, 1979): the subsequent discovery of a population in this department (DUBOIS, 1984, 1998) inevitably rose the question of this population being native or not in this region, a question which has not been solved yet.

Several methodological precautions must be taken before considering the mere possibility to introduce a new species into an ecosystem, be it for "pleasure" or "curiosity" or for economic puroposes. First, it is indispensable to dispose of a reliable description of the "zero condition", i.e., an analysis of the status of the ecosystem before the translocation. Then, one should not feel contented after having studied a few species, measured or estimated a few parameters only, of particular interest for "man", or at least for the agriculturists, breeders or other supposed beneficiaries of the introduction. Estimation of the impact of the introduction, once realized, should be done not only immediately after, but also in the mean and long term.

In a human society which consists of different groups having particular interests and various ideas, it is normal that different opinions exist regarding the need of such and such action. There is nothing surprising in voluntary introduction of alien species into ecosystems being supported by some groups having short term projects or interests, but what is more surprising is that the scientists concerned, in particular the biologists studying the evolution of species, rarely defend, or even express, their own "corporatist" interest as scientists in such questions.

What can, or could, be the viewpoint of scientists on such introductions? No need to say, biologists will require to have solid, reliable scientific data to evaluate the impact of translocations on natural ecosystems and populations. In most cases, the mere principle of the introduction of alien species in localities should be acceptable only for major reasons of public health or alimentation, but excluding curiosity and pleasure. But it would be their right, not to say their duty, to go a bit further and to say that, a priori, biologists, and particularly evolutionary biologists, cannot be in favour of introductions of alien species into ecosystems, for a simple reason of defence of their own activity. Such translocations create artefacts in the distributions of species and, except in the rare cases where the history and particulars of the

introduction are well documented, such artefacts may not be recognized as such later. This means that future studies on the distribution and history of the species in the area will be precluded, or, which may be worse, that their conclusions may be completely wrong. For this simple reason, such projects cannot be supported by students of life evolution on earth

GENETIC POLLUTION

Any acclimatization into a population of individuals interfertile with the native individuals results in a genetic pollution, i.e. a modification of the genetic structure of this population As hybridization is often possible in nature between different, but closely related species, genetic pollution may be either intraspecific or interspecific. It may result either in the introduction into the population of alleles that were absent there, or in a modification of the relative frequency of alleles, e.g , with a sudden increase in the frequency of an allele which previously was very rare in this population, or the reverse.

Genetic pollution may result from transportation (sometimes involuntary) and subsequent release into a population of alien specimens of the same species (or of a closely related, interfertile species) by someone thinking that, as they are supposed to be "the same species", they are "identical", and that "no harm" can result from mixing them Such cases of genetic pollution are so to speak unintentional and little conscious or unconscious. But nowadays a fully conscious and voluntary case of genetic pollution results from actions of conservation biologists aiming at "reinforcing" threatened populations. Such cases have become quite common in the recent decades, and they are supported by a number of actors, so they deserve a particular discussion

Population reinforcement is considered a useful measure of conversation biology in the cases of populations very reduced in size and threatened by extinction, a good example of which is given by the bears in the French Pyrenees. Even when the factors responsible for the reduction in size of the population are no more active (which is rarely the case), many biologists think that a very small population is too fragile to expect rapid size increase. A factor is often invoked as a major one for the weakening of such small populations, and this is the risk of consanguinity. Many population geneticists are keen of mathematical models "demonstrating" that the risk of inbreeding is so strong in such small populations that it is vital to introduce "new blood" to rescue them It is often on the basis of such impressive models and calculations that the decision is taken to introduce specimens of the same species (sometimes referred to the same subspecies) to "reinforce" this population, increase its genetic diversity and save it from sinking into inbreeding. No discussion is often devoted to the fact that any introduction into a population of alien individuals that will breed with the native specimens will result in a modification of the genetic structure of the population that will obscure its evolutionary characteristics.

Many of the promoters of such reinforcement programmes act as if, as soon as they "bear the same name", all individuals of the same taxon are identical and interchangeable. Such an attitude reminds the beginnings of natural history, when a "typological" or "essentialistic" concept of biological species was prevalent It has been completely outdated since

the beginning of the 20[th] century, when the notions of genetic variability and of genetic transmission of characters appeared, which resulted in the progressive appearance of a populational concept of species, developed in the "new systematics" of the 1940s (MAYR, 1982, 1997). It is now well-known that each species is characterized by a large genetic polymorphism, most genes co-existing within the genome of the species under different alleles. Different populations of the same species, especially if they are largely separated and if gene flow between them is limited, may have different alleles, and/or different allelic frequencies. Polymorphism was defined by FORD (1945) as "the occurrence together in the same habitat of two or more distinct forms of a species in such proportions that the rarest of them cannot be maintained by recurrent mutation". Concretely, the term "genetic polymorphism" is often reserved to the description of situations where several alleles have a proportion of at least 5 % in the population, whereas alleles with a lower frequency are considered "rare" (LAMOTTE, 1974): such "rare mutations" can result from recent events of mutation or exceptional immigration from populations having different genetic characteristics. It is now widely accepted that the genetic characteristics of populations of a given species result from an equilibrium between adaptive and neutral characters. Some alleles may be selected because they are advantageous to the population in given conditions of climate, habitat, interactions with other species of the same ecosystem, etc. Others are simply the result of random drift and have no known adaptive effect The proportion of both kinds of polymorphism is usually not known, and is probably most variable from one species or population to another

Of course, the genetic pools of natural populations are not stable. They are permanently submitted to important variations, as a result of the phenomena of mutation, selection, and migration for populations that are not isolated. These variations allow them to adapt to changes in the environmental conditions, and species likely to be submitted to frequent such changes show more genetic polymorphism than those inhabiting very stable environments. But in all cases these changes are continuous, they occur from one generation to the other, each generation starting from the genetic pool of the preceding one. In order for biologists to be able to detect and analyse these phenomena, to understand the phenomena of polymorphism, speciation, colonization, migration, the genetic characteristics of populations, that result from the evolutionary process, should not be modified by man through what can be considered an "artificial migration".

A "population reinforcement" may have several consequences on the population which receives such artificial immigrants. Some are "positive", at least initially, in ecological, ethological and demographic terms. The increase in the population size not only reduces the risks of complete extinction by death of the last survivors. It usually increases the genetic diversity, but also, and perhaps mostly, the chances for adults of both sexes to meet and to have successful breeding But it may also have "negative" ecological consequences, such as the introduction of pathogens, or the invasion of the genome of the population by alleles less adapted to the local conditions. In all cases, anyway, it results in a modification of the genetic characteristics of the population (genetic pollution).

Now, let us consider another aspect of this question, seldom mentioned in publications dealing with conservation biology, but similar to the one tackled above for taxonomic pollution. From the viewpoint of the biologists who study evolution, genetic pollution simply amounts to the destruction of one of the objects of their studies. Contrary to researchers of

all other "reductionist" disciplines of the science of biology, evolutionary biologists do not have the possibility to make and repeat experiments on their material. Of course, they can study drosophiles in cages, build up models that are supposed to account for some of the evolutionary facts observed, but these facts themselves are beyond their possibility of action, for the simple reason that they occurred over millions of years. Biological evolution is a unique experiment that has occurred only once and which cannot be repeated. (Furthermore, if it was to be repeated, the results would be completely different from those we observe now, as this historical process was in no way teleological and is the result of an unrepeatable mixture of chance and natural selection). The only way to understand this experiment is to study carefully its results, all its results, not only in terms of morphology, anatomy, genetics, etc., but also in terms of geographical distribution of the organisms and of the historical patterns of their phylogeny. In this respect, genetic pollution acts as a parasite: it introduces in the patterns of nature some "artefacts" that will often be impossible to recognize as such later on. As well analysed by GREIG (1979), this is not a matter of "purity" of the receiver population, that should be protected from outsiders because they would be "bad" - an idea which understandably reminds nauseous iodeologies of racism in human society: it is "simply" a matter of deliberate destruction of a product of evolution that could help evolutionary biologists to understand some of the modalities of organismic evolution on our planet.

The claimed purpose of introduction of alien specimens into a threatened population is to "reinforce" the latter. However, the first immediate consequence of this action is to modify the original characteristics of the population, in such a way as these characteristics will remain forever impossible to know, or very hazardous to reconstruct. From the viewpoint of an evolutionary biologist, genetic pollution results in *destroying* the population as such. Specimens referred by taxonomists to the same taxon (species, subspecies) may still occur in the habitat in the future, but these won't be the progeny of the "natural" population which once occupied this site.

What are, or what should be, the aims of conservation biology? Are they to help keeping biological diversity as high as possible for ecological purposes (according to the idea that an ecosystem with a high specific richness is more healthy and resistant than a poorer one)? Are they to protect the species for patrimonial reasons, for their intrinsic value or interest? To conserve the species as witnesses of biological evolution? To maintain as many "natural" populations as possible in order to be able to understand in detail evolution? If the reply to the latest question is yes, then voluntary genetic pollution through "population reinforcement" is contradictory with this aim.

REINTRODUCTIONS

A different question is that of *reintroductions* of species in a region where they used to be present in recent historical times (often until the 19th or 20th century), but where they became extinct as a result of human activity. In such cases, the reintroduction of specimens may be considered as a possible way to reinstate a situation similar to the previous ones, but a number of precautions must be taken before doing so (JOIRIS & TAHON, 1971, RAPPE, 1977). First of all, it is necessary to establish for which reasons the species first came to extinction in this

region. If the cause of this extinction still persists, there is no point in reintroducing the species, as it will probably follow the same fate as previously. Then, if the conditions have changed and are again compatible with survival of the species, the next question is to know why the species did not come back by itself. It may be because the next populations of the species are too far, or separated from the population concerned by barriers that the species cannot overcome. If so, reintroduction may be the only way to reinstate the species in the receiver locality, but if not, it may just be a matter of time: waiting enough will allow the species to come back by itself in this area. If for some reason one would like to "go quick" and to reintroduce the species artificially to "save time", then another future development of the situation may be that finally specimens come from another population of the species: they will then meet the specimens reintroduced, or their descendants, and we will then be sent back to the case discussed above of genetic pollution between two populations. The reverse possibility also exists, that of specimens reintroduced into a receiver population which later move and come in contact with other populations. This is not impossible even over long distances, in particular in the case of birds and mammals. Therefore, in many cases there exists no real difference between reintroductions and population reinforcements, as both may result in genetic pollution of some populations.

Conservation biology, taxonomy and the media

Even if few conservation biologists would spontaneously recognize it, no action in their domain (like in many other fields) would be possible without a taxonomy of living organisms. Decisions are often based on "red lists" and other documents that rely on taxonomic knowledge. Whenever a population is considered threatened, this is on the basis of its allocation to a taxon (species, subspecies). However, this recourse to taxonomy is often "unconscious" and is often accompanied by a negative attitude towards the discipline of taxonomy (Dubois, 2003). Strangely and contradictorily, this negative attitude is accompanied by an unwarranted confidence in the quality and completeness of our taxonomic knowledge, supposed to have been "finished" long ago, and which is considered a solid basis for undertaking actions of population reinforcement.

There are several distinct and complementary reasons why the fact that they "bear the same name" does not mean that two or more populations are "identical". The first one, tackled above, is the existence in all animal species of a genetic polymorphism, and of differences in this respect between different populations of the same taxon. Second, in many zoological groups, different species may exist which cannot be readily distinguished without recourse to rather heavy techniques like bioacoustics, cytogenetics, electrophoresis, nucleic acid sequencing, morphometrics, etc. Such "cryptic species", "sibling species" or better *dualspecies* (Bernardi, 1980) cannot be readily recognized by superficial observation of the phenotype, and mixing them in a single population can result in considerable genetic pollution. If the receiver population happens to be the last one in existence of its species, then its "reinforcing" results in fact in its immediate and irreversible destruction. Another problem comes from the frequent use, at least in some taxonomic groups, of the rank "subspecies", which do not often correspond to a real evolutionary unit. For some people, subspecies

correspond to closed black boxes with homogeneous content, variability existing only between such boxes, but not inside each of them: this is again a typological conception of taxonomy that is completely obsolete nowadays (DUBOIS, 1983*b*)

Such attitudes and actions take their roots in ignorance of a major problem faced by biology today, the *taxonomic impediment* (ANONYMOUS, 1994). The latter is both quantitative and qualitative. It is quantitative, because only a small proportion of the animal species of our planet have yet been discovered, collected, studied, described and named. Less than two millions animal species have been described and named so far, whereas the total number may be between 10 and 100 millions, or even more (HAMMOND et al., 2005). The taxonomic impediment is also qualitative, as even for most named species, the amount of information available is very small, and often wrong: most revisionary taxonomic works carried out on zoological groups result in modifications, sometimes drastic, of the taxonomic arrangement of previous authors, in description of new species, synonymisation of others, etc. According to STUART et al (2004), 30 % of the "known" amphibian species worldwide are "data deficient" regarding their conservation status, which means that we know almost nothing about them Although most biologists, including conservation biologists, are convinced that our taxonomic knowledge is solid and likely to be stable, no competent taxonomist would support this interpretation, and specialists of this discipline are the first ones to claim that their results are to be to taken with caution, just like provisional data or "progress reports" Thus, basing interventions like population reinforcements on the current taxonomy of a group, especially when the latter has not been recently revised, is at best naive and at worse irresponsible.

This question is a very enlightening one regarding the relationships which exist nowadays in our society between science, teaching and information, three domains which have different relationships to time. The media (journals, radio, television, and now internet) live under a permanent constraint of "immediateness", with very little interest in the past or the future. For many journalists and reporters, the idea that some questions are still unsolved is simply insupportable, and they require immediate replies, and if possible immediate actions. This "impatience" of the media is incompatible with many problems, in particular regarding environment A second imperative of communication through the media is that, to be likely to reach the public, the "message" must end with a "positive", "constructive", "optimistic" conclusion. Just like many movies have a "happy end" to please a majority of spectators, a message regarding environment would be unbearable if it did not end with a promise that "man", after having destroyed much of our planet, will prove able to repair its faults. The idea that many of the destructions that our societies have caused to the planet where we live are not repairable, that there is no "consolation" to expect, is not acceptable by many.

Thus, the message that many media pass to the public, and to decision makers of our society, is that, yes indeed, "we" have done a lot of mistakes, but that most of the destructions "we" have done are temporary and repairable In this respect, both reintroductions and population reinforcements appear as ideal operations for "man" to correct its mistakes and repair nature after having mistreated it.

Let us take one example, discussed in detail by DUBOIS & MORÈRE (1980), that of the Atlantic puffins, *Fratercula arctica* (Linnaeus, 1758), of the Sept Iles in Bretagne (France) Following the wreck of the super-tanker Amoco Cadiz in 1978, their population had dropped

to about 430 couples, which had been judged "too small" by some ornithologists, who decided to "reinforce" it by introducing specimens collected in the Feroe islands (north of Scotland). This operation was all the more questionable that the Sept-Iles population was a very isolated one, the most meridional of the species, and had never been seriously compared with the more northern ones from various viewpoints (genetic, cytogenetic, behavioural etc.). Furthermore, this population was known to have already suffered a severe depletion because of hunting. Although at the end of the 19th century it was estimated to 10000-15000 couples, it had dropped already to 300-400 couples in 1911 when hunting was prohibited on these islands: it then progressively raised again to 7000 couples in 1950. Just "leaving the population alone" and trying to avoid further oil pollutions could have allowed a similar process to take place, but of course this would have taken a few decades, during which there would have been few birds to show to visitors, ornithologists and tourists. In contrast, some ornithologists organized a very "mediatic" operation to collect just hatched birds in the Feroes, carry them back to France and release them in the Sept-Iles. No doubt, in our times where many laboratories have difficulties finding funds for their research, such a "dramatic" operation filmed by televisions is easier to finance than would have been research on the characteristics of the isolated Bretagne population of puffins. These characteristics might remain forever impossible to know, if only few Feroe birds survived and bred with the local ones, which could have been enough to modify the genetic particularities of the population. However, it is not clear if any of the introduced birds survived until adulthood (REILLE, 1990), and now everybody agrees that this introduction of alien specimens was a bad idea, both for genetic and ecological reasons (CADIOU et al., 2004).

Similar operations have been organized with various large and spectacular species, e.g., in France, with lynx, bear or vultur. In the case of Pyrenean bear, *Ursus arctos* Linnaeus, 1758, many discussions raged among zoologists, conservation biologists, journalists and state officers to decide whether or not bears from other parts of Europe should be introduced to "reinforce" the vanishing local population. Most of the discussions turned around the problem of the number of individuals that should be transferred to avoid "genetic inbreeding", and elaborate mathematical models were produced in this respect. Few of the decision-makers, however, seemed to be aware that the Slovenian bear provider populations seem to belong in a phylogeographic lineage different from that of the Pyrenean population (TABERLET & BOUVET, 1994; MILLER et al., 2006), although some studies seem to indicate that such a phylogeographic pattern does not exist, or at least that the situation is more complicated and needs more research (PÄÄBO, 2000; HOFREITER et al., 2004). Here also, it is unlikely that these introductions will be successful, as many local people are unfavorable to the reintroduction of bears in this pastoral region, and tend to harass and even kill them. But if it did "succeed", i.e., if Slovenian bears did breed with Pyrenean bears, then the local population could definitely be considered extinct, even if "bears" could still be seen in these mountains. It could therefore not be useful anymore to try and understand the history of bears in western Europe.

The idea that "having bears" or "seeing puffins" in an area is equivalent to having preserved or restored a natural population seems strange to evolutionary biologists. Such artificial populations created by mixing individuals from various origins (even sometimes unknown origins, as was the case for some specimens in a program of "reintroduction" of vultur in southern France which used captive birds from various zoos; TERRASSE, 1990) may play a temporary rôle to preserve a species in an extreme situation when only a few specimens

remain alive over the whole range of a species, but they are not justified when other healthy populations still exist elsewhere (as is the case in most of the species mentioned above). Once modified by such genetic pollution (and sometimes also cultural pollution, when different local behaviours can be transferred by imitation), the receiver population will provide little or no information on its evolution and history.

Let us take a comparison from another domain. Imagine a quarry that has long been known to be rich in paleontological remains, so that many collectors visited it and removed fossils from it. If the deposit comes to be exhausted, the owner may be unhappy, for example because he held a refreshment bar nearby that is now short of customers. He may then decide to take a truck, go to another quarry in another region, collect many fossils that "look the same" and discharge them in his quarry. Visitors may come again and some of them may be happy because they see and collect fossils, but the latter, being disconnected from their original deposit and strates, will carry much less information than in their original site: they will still provide data on their morphology and characters, but this information won't be connected to geographical and stratigraphical, hence historical, data. Even worse, if a collector ignores their origin and collects these specimens thinking that they are in their original site, he may draw unwarranted and completely false conclusions. To be sure, visitors turning around the Sept-Iles in boats may be happy to "see puffins", but, if the introduction had been successful, the latter would not tell us much on the history of the puffin population of these islands. They would be quite similar in this respect to specimens in zoos, aquaria and terraria: are the latter the only possible future for all biodiversity on this planet?

When we first developed these ideas (DUBOIS & MORÈRE, 1980; DUBOIS, 1983*b*), the reconstruction of the history of populations of a given species was still a promise, but nowadays, with the development of molecular methods based on nucleic acid sequencing, the new discipline of *phylogeography* has developed. The idea that was then largely theoretical has now become a common one, and more and more works are produced in this promising direction. It is therefore particularly shocking that, in the meanwhile, these ideas have not yet found their way in the minds and actions of conservation biologists.

When discussing with conservationists, it is striking to realize that one of the main arguments they put forward to justify actions of population reinforcement is the risk of consanguinity in populations too small in size. Also striking is the fact that one of the few universal taboos in all human societies is the prohibition of incest. Could it be that this taboo has something to do with the strong aversion, not to say the phobia, of consanguinity and inbreeding, by many conservationists (GREIG, 1979; DUBOIS, 1983*b*)? The idea that a genetic load, increased at each generation by inbreeding, can lead a population quickly to extinction because of the growing rate of "abnormal" individuals, seems to come in part from experiences in human populations or in domestic animal strains: such an increase is possible in humans because natural selection is highly reduced in our societies, disabled individuals being able to survive thanks to the help and support of the group; in cattle and other domestic animals, some selection exists, but highly directional as compared to wild conditions. In wild animal populations, deficient individuals are counter-selected at each generation, and usually leave no offspring. Although no doubt mathematical models based on the theories of genetic populations support this interpretation, these often rely on many assumptions that are difficult to test. The validity of such models would be strengthened by empirical, observa-

tional or experimental data, but such data are not very numerous, or not very convincing. In many cases, other explanations can be proposed to account for extinction of very small, isolated populations (GREIG, 1979). In fact, the existing empirical data rather seem to indicate that populations may well survive periods of very small size, with reduced genetic variability.

Several well-known examples support this interpretation. In captivity or semi-captivity, just a few individuals may be enough to start a wealthy stock, the most famous example being perhaps that of the European bison, a species which was rescued from just a few individuals kept mostly in the Białowica forest in Poland (DORST, 1970). It may be argued that in this case their breeding was under the protection of humans, who may have eliminated some disabled animals, but no evidence for this is known. Another well-known situation, in which, on the contrary, the help of humans cannot be called upon, is that of the so-called invasive species mentioned above. In most known cases, invasive populations only started from a very small number of individuals, i.e., with a very reduced sample of the complete genetic variation of the species. Despite their high rate of inbreeding, these populations not only survived, but were able to have an explosive demography and to invade large territories in a short period of time. Colonization of islands by terrestrial animals also often starts from very low numbers of invaders, sometimes a single fertilized female. Small isolated groups of animals are not necessarily condemned to extinction because of inbreeding. In some cases their small number and reduced sampling of the total gene pool of the species may lead such small groups of animals to settle a new colony having unusual characters compared with their initial population. Such a founder effect by small number of individuals has long been known to be a common mode of speciation in islands or various isolated "ecological islands". But this is not the only possible pattern of evolution, as not all isolated small populations show this phenomenon of genetic drift.

GENETIC AND TAXONOMIC CONSERVATION

Conservation biology is and will be more and more a crucial domain in the beginning "century of extinctions" (DUBOIS, 2003). However, to play fully its rôle, this discipline must make more use than it does today of concepts from other domains of biology. It will not be enough to conserve or protect "kinds" of animals and plants. Conservation biology must incorporate some basic concepts of taxonomy and genetics, such as the existence of genetic polymorphism within species, of sibling species, and more largely the mere recognition of the taxonomic impediment as a basic problem for any action regarding biodiversity nowadays. The concepts of "genetic conservation" and "taxonomic conservation" must be given a more important place than that they have today in conservation biology.

The idea that "mankind" as a whole is homogeneous, and composed of individuals and groups which all have the same characteristics, interests and projects, although doubtless generous, is of course a complete dream. Different nations do exist, and within each country, different social classes and many other groups of people. Each of these units has its own interests and aims. These groups tend to be represented and defended by organizations at various levels, like states, political parties, trade-unions, lobbies, trusts, or clandestine orga-

nizations. Conservationists are well organized at national and international level, their opinions can be heard in many cases, and they succeed in reaching some of their aims, including in organizing operations of "species reintroductions" or "population reinforcements". In contrast, it seems strange that, in this domain where evolutionary biologists can be expected to play an important rôle, at least as providers of basic information on the biodiversity, they do not act more as a "social group" by itself, with their own needs and projects. One such need and project would be to try and keep as many testimonies as possible of the evolution of organisms on earth, and among these testimonies, the existence and characters of animal populations in different parts of the planet is an important one. Accepting to participate in operations that, in the end, result in destroying the identity of "natural" populations, thus precluding their subsequent study, amounts for evolutionary biologists to destroying their own object of research. They may decide to do so, but at least this seems to be a matter worth of being discussed first (DUBOIS, 1983*b*)

There is another reason for being reluctant to supporting such operations. It is their basic philosophy, and especially the message that such actions deliver to the public. As discussed above, this is a positive, optimistic message· what "man" has destroyed, he is able to repair. This message is completely misleading. First of all, it concentrates on a few large-sized "flag" species, without caring for the many other more obscure species that usually face the same threats and extinction factors. But above all, it is a deceiving message, as it tends to persuade the public that restoration of "natural" conditions is possible without changing basically the relationships between human societies and nature. Whatever our societies decide to do in the future, tropical forests, humid zones and other ecosystems that have been destroyed in the last century won't reappear, at least in the period of time of our generations, and of many other generations to come. The millions of species that our societies have aleady and will have caused to be extinct by the end of this century are and will be extinct forever, and most of them won't have ever been collected by scientists for future study by the forthcoming generations of taxonomists, as this question is considered of little interest by the decision-makers of our societies today (DUBOIS, 2003, 2007) All of this is a consequence of the "choices" made by our societies, although in this case the term "choice" is a bit misleading, as many actors of this catastrophe do not even realize what they are doing But, then, what should be the rôle of those who have some knowledge (scientists) and of those who have some power to "communicate" (people in the media, the press, etc)? Is this to make believe that the moon is made of green cheese, and to convince people that we will have stopped the erosion of biodiversity on earth by 2010, although deforestation, CO_2 emissions and other pollutions, and human demographic growth will go on? Is it to tranquillize those who worry about species extinctions by telling them that animal species are "adaptable" and will follow the climatic and other environmental changes, and that anyway if they do not succeed in doing so this is not very important, as our planet has already gone through several mass extinction periods and that it has not impeded "life" to go on? This last statement is about as intelligent as would be a fireman who would refuse to come when warned that a fire has started in a house, as other houses have already burnt in the past and this has not impeded "life" to go on. Should scientists and media people remain silent and "optimistic" in order not to disturb the activity of stockholders of car and petrol industry, timber companies, fisheries or agronomical trusts? However unpleasant this may seem to some, it should be clear that nature conservation is possible only through confrontation with social forces that have other personal interests

(Dubois, 1983*a-b*)[2] The "angelic" attitude which consists in saying that everybody is nice and kind, that companies that have been destroying the planet for decades will now save it, "restore" what they have ravaged, is either naive or deliberately misleading. It will not help our children to struggle to save what will remain of nature on our planet largely devastated by human activity

The ideas of genetic and taxonomic conservation are not new. As pointed out by Dubois & Morère (1980: 16), such ideas were already formulated very clearly more than one century ago, e.g. by Bedriaga (1892: 244). Nevertheless they are still unknown, or misunderstood, by many biologists. In some cases, like in the case of alligators in the USA (references in Dubois & Morère, 1980), hot discussions may rage for some time between supporters and adversaries of displacement of animals from populations to others, the latter insisting that such translocations provide "the possibility of obscuring natural patterns of adaptation and evolution" (Ross, 1977). But in many cases, like those mentioned above of puffin or vultur, no such discussion was carried out before the decision of translocation was taken.

It has now become urgent that these ideas become more present in the field of conservation biology, and the latter field should not be left only in the hand of "specialists" who have no knowledge in other fields of biology. In most cases of "endangered" populations, there is no point in adding specimens in the population if the causes of threat have not been eradicated Struggling for suppressing or reducing these causes is indeed a justified aim for conservation biology. But, once this is done, enough time should be left to the population to reconstitute its stock by itself, without incorporating "new blood". This may take years and decades, and sponsors and journalists may not like it, but do we work to please sponsors and journalists? Of course, even if they have been given a chance to reconstitute by themselves, some of these very reduced populations may get extinct anyway. It will then be time to study the opportunity of reintroducing the species, if it is unable to recolonize the site by itself. But in some other cases, we will indeed have acted in a responsible manner to preserve a small part of the patrimony that was bequeathed to mankind by biological evolution, but that our societies have largely spoiled and destroyed.

Literature cited

Anonymous [Systematics Agenda 2000], 1994 *Charting the biosphere a global initiative to discover describe and classify the world's species. Technical report* New York, American Museum of Natural History, American Society of Plant Taxonomy, Society of Systematic Biologists & the Willi Hennig Society: 1-34

Arano, B., Llorente, G., García-Paris, M & Herrero, P., 1995 Species translocation menaces Iberian waterfrogs. *Conserv. Biol.*, **9** (1), 196-198.

Bedriaga, J de, 1892 Lettre a M le professeur Anatole Bogdanow (A propos de l'importation et du croisement des reptiles et des amphibiens) *Congres international de Zoologie Moscou*, Premiere partie: 244-245

2 The resistance to these ideas does not always come from where one would expect In the eighties, on several occasion we were forbidden to take part and speak in meetings and congresses on these questions organized or sponsored by the French Ministry of Environment In one case we had even paid the inscription fees to the meeting (Lecomte et al., 1990) and for the hotel room, a payment for which we were never refunded, but we were not allowed to attend and speak

BERNARDI, G., 1980. – Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. *In:* C. BOCQUET, J. GÉNERMONT & M. LAMOTTE (ed.), *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, **3**, *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40**: 373-425.

BREUIL, M., 2002. – *Histoire naturelle des Amphibiens et Reptiles terrestres de l'archipel guadeloupéen: Guadeloupe, Saint-Martin, Saint-Barthélémy.* Paris, MNHN, Patrimoines naturels, 54: [i-iii] + 1-339.

CADIOU, B., PONS, J.-M. A YESOU, P. (ED.), 2004. – *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000).* Mèze, Biotope: 1-218.

DORST, J., 1970. – *Avant que nature meure.* Neuchâtel, Delachaux & Niestlé: 1-540.

DUBOIS, A., 1977. – Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. *In:* C. BOCQUET, J. GÉNERMONT & M. LAMOTTE (ed.), *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, **2**, *Mém. Soc. zool. Fr.*, **39**: 161-284.

----- 1982. – Notes sur les Grenouilles vertes (groupe de *Rana* kl. *esculenta* Linné, 1758). I. Introduction. *Alytes*, **1**: 42-49.

----- 1983*a*. – A propos de cuisses de Grenouilles. Protection des Amphibiens, arrêtés ministériels, projets d'élevage, gestion des populations naturelles, enquêtes de répartition, production, importations et consommation: une équation difficile à résoudre. Les propositions de la Société Batrachologique de France. *Alytes*, **2** (3): 69-111.

----- 1983*b*. – Renforcements de populations et pollution génétique. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **59**: 285-294.

----- 1984. – *Pelobates fuscus* dans le département de l'Indre. *Alytes*, **3** (3): 137-138.

----- 1991. – Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and "hybridogenetic" vertebrate taxons: new proposals. *Alytes*, **8** (2): 61-74.

----- 1997. – Editorial: 15 years of *Alytes*. *Alytes*, **14** (4): 129.

----- 1998. – Mapping European amphibians and reptiles: collective inquiry and scientific methodology. *Alytes*, **15** (4): 176-204.

----- 2002. – Les amphibiens et les introductions d'espèces allogènes dans les milieux. *In: Gestion et protection des amphibiens: de la connaissance à la prise en compte dans les aménagements*, Paris, AFIE: 49-69.

----- 2003. – The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. *Comptes rendus Biologies*, **326** (suppl. 1): S9-S21.

----- 2004. – Developmental pathway, speciation and supraspecific taxonomy in amphibians. 1. Why are there so many frog species in Sri Lanka? *Alytes*, **22** (1-2): 19-37.

----- 2007. – Un nouveau paradigme pour la biologie au 21ᵉ siècle. *Biosystema*, in press.

DUBOIS, A. & GÜNTHER, R., 1982. – Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jb. Syst.*, **109**: 290-305.

DUBOIS, A. & MORÈRE, J.-J., 1979. – A propos des introductions d'espèces réalisées par Raymond Rollinat. *Bull. Soc. herp. Fr.*, **9**: 59-61.

----- 1980. – Pollution génétique et pollution culturelle. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **56**: 5-22. Reprint: *Bull. AFIE*, 1982, **3**:10-14.

DUGUET, R. & MELKI, F., 2003. – *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg.* Mèze, Biotope: 1-480.

FORD, E. B., 1945. – Polymorphism. *Biological Reviews*, **20**: 73-88.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (ed.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

GREIG, J. C., 1979. – Principles of genetic conservation in relation to wildlife mangement in southern Africa. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, **9** (3-4): 57-78.

HAMMOND, P. M., AGUIRRE-HUDSON, B., DADD, M., GROOMBRIDGE, B., HODGES, J., JENKINS, M., MENGESHA, M. H. & STEWART GRANT, W. 1995. – The current magnitude of biodiversity. *In:* V. H. HEYWOOD & R. T. WATSON (ed.), *Global biodiversity assessment*, Cambridge, Cambridge University Press: 113-138.

HANKEN, J., 1999. – Why are there so many new amphibian species when amphibians are declining? *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (1): 7-8.

HOFREITER, M., SERRE, D., ROHLAND, N., RABEDER, G., NAGEL, D., CONARD, N., MÜNZEL, S. & PÄÄBO, S., 2004. – Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. *Proc. natn. Acad. Sci. USA*, **101**: 12963-12968.

JOIRIS, C. & TAHON, J., 1971. – Le problème de l'introduction et de la réintroduction des espèces animales. *Aves*, **8** (1): 14-17.

KÖHLER, J., VIEITES, D. R., BONETT, R. M., HITA GARCÍA, F., GLAW, F., STEINKE, D. & VENCES, M., 2005. – New amphibians and global conservation: a boost in species discoveries in a highly endangered vertebrate group. *BioScience*, **55**: 693-696.

LAMOTTE, M., (ed.), 1974. – *Le polymorphisme dans le règne animal. Mém. Soc. zool. Fr.*, **37**: 1-562.

LANNOO, M., 2005. – *Amphibian declines. The conservation status of United States species.* Berkeley, University of California Press: i-xxi + 1-1094.

LECOMTE, J., BIGAN, M. & BARRE, V., (ed.), 1990. – *Réintroductions et renforcements de populations animales en France. Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, Suppl. **5**: 1-350.

MAYR, E., 1982. – *The growth of biological thought.* Cambridge, Mass. & London, Belknap Press: [i-xiii] + 1-974.

----- 1997. – *This is biology. The science of the living world.* Cambridge, Mass. & London, Belknap Press: i-xvii + 1-327.

MILLER, C. R., WAITS, L. P. & JOYCE, P., 2006. – Phylogeography and mitochondrial diversity of extirpated brown bear (*Ursus arctos*) populations in the contiguous United States and Mexico. *Molecular Ecology*, in press.

PÄÄBO, S., 2000. – Of bears, conservation genetics, and the value of time travel. *Proc. natn. Acad. Sci. USA*, **97**: 1320-1321.

PAGANO, A., DUBOIS, A., LESBARRÈRES, D. & LODÉ, T., 2003. – Frog alien species: a way for genetic invasions? *Comptes rendus Biologies*, **326** (suppl. 1): S85-S92.

PASCAL, M., LORVELEC, O. & VIGNE, J.-D., 2006. – *Invasions biologiques et extinctions. 11000 ans d'histoire des Vertébrés en France.* Paris, Belin: 1-350.

RAPPE, A., 1977. – Conservation de la nature et réintroduction d'espèces. *L'Homme et l'Oiseau*, **15** (3): 94-98.

REILLE, A., 1990. – Les transplantations de macareux moine (*Fratercula arctica*). *In*: LECOMTE et al. (1990): 257-259.

ROSS, C. A., 1977. – Response to Bowler's letter on alligators. *Herp. Rev.*, **8**: 37.

STUART, S. N., CHANSON, J. S., COX, N. A., YOUNG, B. E., RODRIGUES, A. S. L., FISCHMAN, D. L. & WALLER, R. W., 2004. – Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, **306**: 1783-1786.

TABERLET, P. & BOUVET, J., 1994. – Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proc. biol. Sci.*, **255**: 195-200.

TERRASSE, M., 1990. – Réintroduction du vautour fauve dans les Grands Causses et renforcement de population du vautour percnoptère. *In*: LECOMTE et al. (1990): 213-225.

VASSEROT, J., 1972. – Possibilités offertes par la Bretagne pour l'acclimatation de Reptiles et de Batraciens. *Penn ar Bed*, **19**: 177-196.

Corresponding editor: Annemarie OHLER.





International Journal of Batrachology
published by ISSCA

SHORT GUIDE FOR AUTHORS

(for more detailed *Instructions to Authors*, see *Alytes*, 1997, **14**: 175-200)

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic review articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as colour or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviours, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be typewritten or printed double-spaced on one side of the paper. The manuscript should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited, appendix.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or tab. 4. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (BOURRET, 1942; GRAF & POLLS PELAZ, 1989; INGER et al., 1974). References in the *Literature Cited* section should be presented as follows:

BOURRET, R., 1942. – *Les batraciens de l'Indochine*. Hanoi, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. 1-4.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (ed.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. – Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

Manuscripts should be submitted either as attached document by e-mail, or in paper form by mail but then **in triplicate**, either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, anatomy, systematics, biogeography, evolution, genetics, genetics, anomalies or developmental biology, or to Franco ANDREONE (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology, life history or conservation biology, including declining amphibian populations or pathology. Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees.

After acceptance, a copy of the final manuscript should be sent to the Chief Editor, either as attachment by e-mail, or by mail on a floppy disk (3 ½ or 5 ¼). We welcome the following formats of text processing: (1) preferably, MS Word (1.1 to 6.0, DOS or Windows), WordPerfect (4.1 to 5.1, DOS or Windows) or WordStar (3.3 to 7.0); (2) less preferably, formated DOS (ASCII) or DOS-formated MS Word for the Macintosh (on a 3 ½ high density 1.44 Mo floppy disk only).

Page charges are requested only from authors having institutional support for this purpose. The publication of colour photographs is charged. For each published paper, a free pdf or 25 free reprints are offered by ISSCA to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France).
Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.
Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Alytes, 2006, **24** (1-4): 1-164.

Contents

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis*, *Cambridge Scientific Abstracts*, *Current Awareness in Biological Sciences*, *Pascal*, *Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record*.

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 4e trimestre 2006.